Série A, n° 1127
N° d'ordre :
1151

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

PAR

Jean Maurice GAILLARD

1re **THÈSE.** — ASPECTS QUALITATIFS ET QUANTITATIFS DE LA CROISSANCE DE LA COQUILLE DE QUELQUES ESPÈCES DE MOLLUSQUES PROSOBRANCHES EN FONCTION DE LA LATITUDE ET DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES.

2e **THÈSE.** — Propositions données par la Faculté.
ASPECTS PRINCIPAUX DE L'ÉCOLOGIE D'HYDROBIA ULVAE.

Soutenues le **devant la Commission d'examen.**

3 MAI 1965

MM. PRENANT *Président.*
FISCHER, FRANC } *Examinateurs.*

Série A, n° 1127
N° d'ordre :
1151

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

PAR

Jean Maurice GAILLARD

1re **THÈSE.** — ASPECTS QUALITATIFS ET QUANTITATIFS DE LA CROISSANCE DE LA COQUILLE DE QUELQUES ESPÈCES DE MOLLUSQUES PROSOBRANCHES EN FONCTION DE LA LATITUDE ET DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES.

2e **THÈSE.** — Propositions données par la Faculté.
ASPECTS PRINCIPAUX DE L'ÉCOLOGIE D'HYDROBIA ULVAE.

Soutenues le **devant la Commission d'examen.**

MM. PRENANT *Président.*
FISCHER, FRANC } *Examinateurs.*

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS : MM.

Doyen..... M. ZAMANSKY

BRELOT	T	Analyse supérieure.
PRENANT	T	Anatomie et histologie comparées.
GRASSE	T	Évolution des êtres organisés.
PREVOST	T	Chimie organique.
WYART	T	Minéralogie et cristallographie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie végétale (Orsay).
AUGER	T	Physique quantique et relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
N...	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du globe.
Mlle COUSIN	T	Biologie animale (S.P.C.N.)
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
BOCQUET	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S.P.C.N.) et sédimentologie (Orsay).
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P.C.B.).
LUCAS R.	T	Recherches physiques.
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
MORAND	T	Physique (Enseignement .
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.).
FORTIER	T	Mécanique exp. des fluides.
DRACH	T	Zoologie.
QUENEY	T	Météo. et dynamique atmos.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S.P.C.N.).
Mlle CAUCHOIS	T	Chimie physique.
THELLIER	T	Physique du globe.
L'HERITIER	T	Biologie générale (Orsay).
GRIVET	T	Radio-électricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DU BREIL	T	Arith. et théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Géologie.
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
JACQUINOT	T	Spectrocospie et physique céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théorie physique.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie et cristallographie.
J.-P. MATHIEU	T	Physique optique.
COUTEAUX	T	Cytologie.
MAY	T	Zoologie.
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et topologie.
FELDMANN	T	Biologie végétale marine.
GUINIER	T	Physique des solides (Orsay).
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des probabilités et physique mathématique.
SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (technique aéro.).
NORMANT	T	Synthèse organique.
BENARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E.N.S.).
DUGUE	T	Statistique mathématique.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Physiologie végétale appliquée.
MARECHAL	T	Optique théorique et appliquée
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
Mlle LE BRETON	T	Physiologie de la nutrition.
LELONG	T	Application de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS	T	Anatomie et histologie comparées.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANCON	T	Physique (S.P.C.N.).
GLANGEAUD	T	Géogra. phys. et géol. dyna.
DODEMENT	T	Mathématiques (M.G.P.).
PISOT	T	Technique mathématique de la physique.
ROCH	T	Géologie.
SCHATZMANN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Géologie générale.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
LENNUIER	T	Physique (M.G.P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Électro technique générale.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LEVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
PANNETIER	T	Chimie générale.
BRUN	T	Mécanique des fluides I.
LEDERER	T	Chimie biologique (Orsay).
Mme DUBREIL	T	Mathématiques (agrégation).
Mme LELONG	T	Mathématique II (E.N.S.).
BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
COTTE	T	Physique électricité.
DUBOIS J.-E.	T	Chimie organique.
LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay).
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Électricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiologie végétale.
CASTAING	T	Physique II thermo. (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE	T	Physiologie végétale (Orsay).
Mme CHARNIAUX-COTTON	T	Évolution des êtres organisés.
POSSOMPES	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie quantique.
TEILLAC	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
TONNELAT	T	Biologie physico-chim. (Orsay).
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART	T	Chimie (P.C.B.).
DODÉ	T	Chimie (Orsay).
FREYMANN	T	Recherches physiques.
GUINOCHET	T	Biologie végétale (S.P.C.N.) (Orsay).
ROLLET	T	Chimie minérale.
Mlle JOSIEN	T	Chimie (S.P.C.N.).
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
ARNOULT	T	Électronique (Orsay).
CHAPELLE	T	Physique I (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques I (Orsay).
DENY	T	Mathématique géné. (Orsay).
GERMAIN	T	Mécanique théorique des fluides.
LUCAS	T	Géologie.
ALLARD	T	Chimie physique.
BERTHELOT	T	Physique des particules fondamentales (Orsay).
BRICARD	T	Météorologie et physique de l'atmosphère.
Mme ALBE FESSARD	T	Psycho-physiologie.
FRIEDEL	T	Physique des solides (Orsay).
M. JULIA	T	Étude des molécules complexes.
LENDER	T	Biologie animale (S.P.C.N.) (Orsay).
MAGAT	T	Physico-chimie des radio-éléments.
Mlle QUINTIN	T	Électrochimie.

Monod	T	Chimie du métabolisme.
Benoit	T	Physiologie animale (Orsay).
De Poseel	T	Analyse numérique.
Charlot	T	Chimie analytique.
Lemée	T	Écologie végétale (Orsay).
Guérin	T	Chimie (M.P.C.) (Orsay).
Chatelet	T	Chimie (P.C.B.).
Jean	T	Physiologie nucléaire (Orsay).
Mattler	T	Physique (S.P.C.N.).
Bergerard	T	Zoologie (Orsay).
Bertein	T	Électronique (Orsay).
Bouissières	T	Radiochimie.
Mme Couture	T	Thermo. et méca. physique.
Ellemberger	T	Géologie des grandes régions du globe (Orsay).
Franc	T	Biologie animale (P.C.B.).
Schnell		Botanique tropicale.
Stolkowski	T	Physiologie végétale.
Acher	T	Chimie biologique.
Baudoin	T	Biologie animale (P.C.B.).
Beaumont		Biologie animale (S.P.C.N.).
Blamont		Géophysique ionosphère.
Boureau	T	Botanique.
Curie D.		Physique (M.G.P.).
Durand Delga	T	Géologie.
Freon	T	Chimie organique (Orsay).
Heller	T	Physiologie végétale.
Tortrat	T	Calcul des probabilités.
Cailleux	T	Géologie (S.P.C.N.).
Magnan		Physique électricité.
Daudel	T	Mécanique ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la physique nucléaire.
Mlle Fourcroy		Biologie végétale (S.P.C.N.).
Mme Choquet Bruhat		Mécanique analytique et mécanique céleste.
Mlle Veil	T	Physiologie générale.
Lwoff	T	Microbiologie.
Siestrunck	T	Mécanique physique et expérimentale.
Lacombe	T	Métallurgie des métaux nucléaires (Orsay).
Brochard	T	Physique (P.C.B.) (Orsay).
Cabannes	T	Mécanique générale.
Lesieur	T	Mathématiques I (Orsay).
Mazet	T	Mécanique générale (Orsay).
Caire		Géographie physique et géologie dynamique.
Comolet		Mécanique des fluides.
Corabœuf	T	Physiologie animale (Orsay).
Delloue	T	Physique de l'exosphère.
Gorenflot		Botanique II (Orsay).
Houillon		Biologie animale (P.C.B.).
Jullien J.		Chimie (S.P.C.N.) (Orsay).
Malgrange	T	Technique mathématique de la physique (Orsay).
Olivier		Anthropologie.
Nozeran	T	Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre	T	Physique (E.N.S.) (Orsay).
Chevaugeon	T	Botanique (Orsay).
Kahane	T	Mathématiques (Orsay).
Samuel	T	Math. (E.N.S. féminines).
Kourganoff	T	Astronomie (Orsay).
Thiry	T	Mécanique céleste.
Abeles		Physique (S.P.C.N.).
Amat	T	Physique (P.C.B.).
Auboin	T	Géologie.
Mme Benoit-Gueutal	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
Bougis		Biologie marine Villefranche-sur-Mer.
Bruhat	T	Mathématiques (M.P.C.).
Brunn	T	Géologie historique (Orsay).
Chabbal	T	Physique (M.G.P.) (Orsay).
Deheuvels	T	Mathématiques propédeutique.
D'Espagnat	T	Physique théorique (Orsay).
Furon	T	Géologie (S.P.C.N.).
Mme Gans	T	Génétique.
Geneves		Biologie végétale (P.C.B.).
Guilbert		Physique C.S.U. Orléans.
Hupe	T	Pétrographie.
Hollande	T	Biologie générale.
Lions	T	Analyse numérique.
Haitte	T	Chimie (P.C.B.).
Meyer		Physique propédeutique.
Nicolas		Géologie appliquée.
Panigel		Biologie générale.
Ravier		Pétrographie.
Roseau	T	Méca. théorique des fluides.
Roubine		Électronique.
Silber	T	Chimie (P.C.B.).
Uebersfeld	T	Électronique.
Yvon	T	Théories physiques.
Hervé	T	Mathématiques.
Néron	T	Mathém. (M.P.C.) (Orsay).
Mme Pecker Wimel	T	Astrophysique.
Balkansky		Physique (M.P.C.).
Le Corre	T	Électricité.
Delcroix	T	Physique théorique (Orsay).
Gourdin		Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Lehmann	T	Physique expérimentale des hautes énergies.
Nataf	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
Echalier		Biologie animale (P.C.B.).
Barraud		Physiologie cellulaire.
Lioret		Physiologie végétale (Orsay).
Dars		Géologie structurale et géologie appliquée.
Camefort	T	Botanique (agrégation).
Vichniewsky	T	Mécanique industrielle.
Blaquière		Électronique (Orsay).
Arnous	T	Physique théorique.
Tatibouet		Chimie (C.S.U. Orléans).
Mallisin	T	Mathématiques propé. (Orsay).
Gaudemar		Chimie propédeutique.
Perez y Jorba		Physique Expérimentale des hautes énergies (Orsay).
David	T	Chimie (agrégation, Orsay).
Brousse	T	Mécanique théorique.
Rosch	T	Astronomie.
Guy	T	Physique expérimentale.
Lazard		Mathématique (M.P.C.).
Morel Pierre		Physique (M.P.C.).
Arsac		Programmation.
Lefebvre		Chimie (M.P.C.).
Chapeville		Biochimie.
Benoit		Physique (C.P.E.M.).
Rio		Chimie (C.P.E.M.).
Jauzein		Géologie (E.N.S.).
Prevost Geor.		BV (C.P.E.M.).
Favard P.		BA (C.P.E.M.).
Vilkas		Chimie (C.P.E.M.).
Mlle Ficini		Chimie (C.P.E.M.).
Lequeux		Astronomie.
Cohen Tannoudji		Physique (M.P.C.).
Tavernier		Physique (C.P.E.M.).
Mme Roizen		Physique (C.P.E.M.).
Durand M.		BA (S.P.C.N.).
Pascaud		Physiologie.
Mme Petit		BA (C.P.E.M.).
Brousse		Géologie (Orsay).
Cagniac		Physique agrégation (Orsay).
Leberre		Zoologie (Orsay).
Scheffer		Microbiologie (Orsay).
de Gennes		Physique des solides (Orsay).
Riou		Physique nucléaire expérimentale (Orsay).
Clauser		Chimie biologique (Orsay).
Chevalier		Physiologie animale (Orsay).
Jancovici		Physique atomique (Orsay).
Falk-Vairant		Physique nucléaire (Orsay).
Fetizon		Chimie propédeutique (Orsay).
Cerf		Mathématiques (Orsay).
Lurcat		Physique.
Rigaudy		Chimie (S.P.C.N.).
Sigwalt		Chimie (S.P.C.N.).
Fournet		Électricité générale.
Collongues		Chimie (C.P.E.M.).
Dubert		Biochimie.
Lavorel		Biologie physico-chimique.
Morel F.		Physiologie comparée.
Talbot		Génétique chimique.
Mme Nougarede		Botanique.
François		Zoologie.
Ivanoff		Océanographie physique.
Cadiot		Chimie organique.
Baruch		Physique propédeutique.
Nozières		Physique générale.
Bok		Physique propédeutique.
Slonimski		Génétique.

Secrétaire général ..... R. Poullain.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XXXVIII. Fascicule unique.

ASPECTS QUALITATIFS ET QUANTITATIFS DE LA CROISSANCE DE LA COQUILLE DE QUELQUES ESPÈCES DE MOLLUSQUES PROSOBRANCHES EN FONCTION DE LA LATITUDE ET DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

par Jean M. Gaillard

INTRODUCTION

Ce travail, entrepris sous l'impulsion de Monsieur le Professeur E. Fischer et sous le patronage de Monsieur le Professeur M. Prenant, avait pour but initial d'examiner les facteurs du milieu extérieur déterminant l'aire de répartition d'un certain nombre d'espèces de Mollusques Gastéropodes Prosobranches, la localisation de leurs populations à l'intérieur de cette aire et l'état de prospérité de ces populations. Il répondait au programme établi, dès 1937, par E. Fischer-Piette. Ce dernier, pensant aux recherches expérimentales qui devraient faire suite aux travaux d'écologie descriptive de la zone de balancement des marées, dont la réalisation était très avancée, écrivait alors : « Dans l'étude explicative de la distribution des organismes littoraux sessiles, une des méthodes de travail les plus indiquées m'a toujours paru être la suivante : chercher à savoir comment les diverses qualités du milieu agissent sur les divers éléments du cycle vital de chaque espèce : arrivée et fixation des larves, densité des populations fixées, vitesse de croissance, coefficients de mortalité à divers moments, âge et taille des individus matures, dates de ponte, longévité, etc... »

Restreint, quant aux espèces, à celles dont l'abondance permettait des recherches comparatives sur un nombre suffisant de stations et des recherches expérimentales portant sur des lots suffisamment importants, ce sujet était extrêmement vaste quant aux questions posées. Une partie seulement en a été conservée. Il n'est évoqué ici que pour indiquer dans quel cadre général et dans quel esprit se situe le programme réellement envisagé.

Parmi l'ensemble des caractères qui permettent d'apprécier la « prospérité » des espèces un choix a donc dû être fait. La croissance de la coquille a été choisie en premier lieu, car elle présente un aspect dynamique que

n'ont pas certains éléments tels que la taille courante, ou la densité des populations. Elle possède sur d'autres éléments le gros avantage de s'exprimer en valeurs numériques facilitant les comparaisons entre espèces, régions ou stations. Or le présent travail se veut essentiellement *comparatif*. Son but est d'opposer des populations vivant dans des conditions écologiquement différentes, qu'il s'agisse d'agitation ou de niveau cotidal, d'opposer des populations vivant sur des points géographiquement aussi éloignés que possible (pour un travail nécessitant des visites mensuelles sur chacun des points étudiés). En cela, il cherche à répondre à une question que posait P. Drach, en 1950, au Colloque international du C. N. R. S. sur l'Écologie : « Les métabolismes d'espèces voisines appartenant à des communautés arctiques, tempérées et tropicales, sont du même ordre de grandeur, non pour les mêmes températures, mais pour les températures moyennes des eaux où elles vivent. En développant ce point, M. Thorson a mis l'accent sur un des points les plus importants de l'Écologie physiologique. Dans le même ordre d'idées il serait intéressant de comparer le métabolisme dans des populations d'une même espèce linnéenne, diversement situées latitudinalement... »

Ainsi, étudiant la croissance d'un certain nombre d'espèces de Mollusques Prosobranches intercotidaux — une espèce de *Littorinidae* et quatre espèces de *Trochidae* — ce travail se propose d'examiner l'influence que jouent un certain nombre d'éléments du milieu, et en particulier la position en latitude, sur la vitesse selon laquelle se réalise l'accroissement de la coquille. L'étude en sera menée sous plusieurs angles, essentiellement ceux de la valeur annuelle et du cycle saisonnier.

La longévité est le second aspect de la prospérité des animaux qui a été choisi. Cette donnée, que les recherches sur le rythme de l'accroissement en fonction de la taille des individus ont permis d'établir, a été examinée comparativement aux éléments extérieurs du milieu et à la vitesse de croissance elle-même.

Enfin, un aspect de la croissance, non quantitatif celui-là, a été abordé. En effet, une des espèces, *Littorina saxatilis*, possède à la fois une vaste répartition géographique, une grande résistance à des conditions écologiques variées et une énorme variabilité morphologique. Des expériences ont été tentées, sur l'un des caractères morphologiques, pour établir ses relations avec le milieu. Elles font l'objet de la quatrième partie de ce travail.

Ainsi, le rôle du milieu sur la croissance de la coquille sera successivement envisagé sous ses aspects quantitatif et qualitatif.

***

Préalablement à l'exposé de ce travail je tiens à exprimer à Monsieur le Professeur E. Fischer l'assurance de ma profonde gratitude. Sans sa grande compréhension des problèmes posés par les recherches sur le terrain, sans l'exemple de ses méthodes et de ses résultats, sans les encouragements, les conseils et la formation que je lui dois, je n'aurais en aucune façon pu entreprendre ces recherches et moins encore les faire aboutir. En témoignage de ma reconnaissance je le prie de bien vouloir accepter la dédicace de ce travail.

Je prie Monsieur le Professeur M. PRENANT, qui m'a fait le grand honneur de bien vouloir accepter de patronner cette thèse et d'en présider la soutenance, de croire à l'assurance de ma très sincère gratitude. Qu'il me permette d'évoquer les précieux conseils dont il me fit bénéficier lors de nos rencontres au cours des récentes années.

Monsieur le Professeur A. FRANC m'a fait le très grand plaisir d'accepter de faire partie du jury appelé à juger ce travail, je le prie de croire à l'assurance de ma très respectueuse et très vive reconnaissance. C'est à ses côtés que j'ai souvent parcouru les grèves, bénéficiant de son inestimable expérience, à laquelle ce travail lui-même doit beaucoup.

Toute la partie expérimentale de ce travail a été réalisée au Laboratoire Maritime du Muséum à Dinard. Longtemps attaché à ce service, mais appelé à d'autres fonctions lorsque j'ai entrepris ma thèse, je dois beaucoup de reconnaissance à Monsieur le Professeur R. HEIM, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum, ainsi qu'à Monsieur R. LAMI et à Mademoiselle M.-L. PRIOU, Directeurs adjoints, de m'avoir, par la suite, laissé aussi librement user des possibilités de leur Laboratoire.

Je n'aurai garde d'oublier tout ce que je dois aux Directeurs des Stations et Instituts Maritimes qui m'ont si largement et si souvent ouvert leurs portes chaque fois que mes expériences périodiques se déroulaient dans leurs secteurs côtiers respectifs. Je prie Monsieur le Professeur R. DEFRETIN, Directeur de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de l'Université de Lille, à Wimereux (Nord), Monsieur le Professeur G. TEISSIER, Directeur de la Station Biologique de l'Université de Paris, à Roscoff (Finistère), Monsieur P. BARRIETY, Directeur du Centre d'Études et de Recherches Scientifiques, à Biarritz (Basses-Pyrénées), Monsieur P. JOVET, Directeur du Laboratoire du Muséum intégré à ce Centre, d'accepter mes très sincères remerciements pour les facilités que j'ai trouvées dans leurs établissements. Il n'est pas un de ces Laboratoires, où, parmi les chercheurs et le personnel, je n'ai trouvé l'appui de conseils, en particulier pour le choix des stations convenant à mes expériences, et bien souvent une aide amicale pour les récoltes d'animaux. Je leur en exprime mes bien sincères remerciements.

Les déplacements sur le littoral ont été réalisés avec l'appui de subventions du Centre National de la Recherche Scientifique. Sans ces dernières le programme prévu n'aurait pas pu être réalisé. Je me plais à souligner cette contribution.

HISTORIQUE

Une mise au point des connaissances acquises sur la croissance chez les Mollusques est donnée par WILBUR et OWEN (dans le Traité de Physiologie des Mollusques publié sous la direction de WILBUR et YONGE (1964). Toutes les questions de formation de la matière coquillière, de métabolisme de cette formation, de méthodes d'études, d'aspect géométrique ou allométrique de la croissance seront donc exclues de l'exposé qui suit (1).

Pour plus de clarté, le présent historique, ainsi limité aux relations existant entre la croissance de la coquille et le milieu, a été subdivisé en deux parties.

La première partie a trait à l'aspect quantitatif de la croissance; elle comprend deux exposés. Dans le premier, se trouvent, par ordre chronologique (2), les comptes rendus des publications traitant de la croissance de la coquille des Mollusques Gastéropodes Prosobranches; dans le second, aux travaux précédents ont été associées des publications traitant d'animaux d'autres groupes, vivant dans une situation écologique trop proche de celle des Prosobranches pour qu'il soit possible de les ignorer. Ce second exposé est subdivisé en rubriques traitant chacune d'un élément particulier du milieu : température, niveau cotidal, cycle saisonnier, etc...

La seconde partie regroupe, dans l'ordre chronologique, les résultats des travaux ayant trait à l'aspect qualitatif de la croissance de la coquille des Mollusques (phénomènes allométriques exceptés).

1. — Aspect quantitatif de la croissance de la coquille des Mollusques

a) Travaux concernant la croissance de la coquille des Gastéropodes Prosobranches

PELSENEER a établi, en 1935, dans son « Essai d'Éthologie Zoologique », un tableau des données alors connues sur la vitesse de la croissance chez les Mollusques. Le nombre des publications était extrêmement réduit, aussi il n'a pas paru inutile de reprendre ici certains des résultats déjà cités par cet auteur. Cela permettra de faire leur compte rendu dans le sens plus particulièrement écologique du présent travail.

---

(1) Pour ce qui concerne l'aspect discontinu de la croissance qui se manifeste par l'alternance de périodes d'accroissement en surface et de périodes d'accroissement en épaisseur consulter les travaux de P. DRACH (1953), MACKENZIE (1961), ainsi que la récente thèse de M^me^ G. GOSTAN (Paris) [Aspects cycliques de la morphogenèse de la coquille d'un Gastéropode Prosobranche, *Rissoa parva* DA COSTA]. — Une étude détaillée de la croissance allométrique de différentes espèces de coquilles patelliformes a été donnée par HAMAI (1937).

(2) Le rapprochement de quelques travaux traitant de sujets voisins a parfois obligé à abandonner cet ordre chronologique.

Russel (1909) signale qu'en Écosse la croissance de *Patella vulgata* est surtout estivale ; plus modérée en automne, elle demeure cependant, à cette saison, supérieure à celle de l'hiver ou du début du printemps. Sewell (1924), aux Iles Nicobar, étudie le rythme de la croissance de deux espèces de Littorines pendant les premières années de leur existence, établissant ainsi une longévité minimale de quatre, voire cinq années. Orton (1928 *b* et *c*) note que la croissance de *Patella vulgata* a lieu, au Devonshire et en Cornouailles, au printemps et au début de l'été, qu'un ralentissement intervient au milieu de la saison la plus chaude, suivi, à l'automne, d'une seconde période de croissance (moins nettement établie). Ce n'est que chez les jeunes que la croissance est continue toute l'année avec seulement un ralentissement au cœur de l'été et au cœur de l'hiver. Les données rapportées par Russel (1909) indiquent que dans une région, plus septentrionale que celles étudiées par Orton, l'arrêt hivernal se prolonge jusqu'à un démarrage plus tardif après l'hiver. Orton, comme Russell, observe un arrêt de la croissance chez *Patella vulgata* lorsque la coquille atteint 25 millimètres; cet arrêt correspondrait à une étape du développement sexuel. Humphrey et Macy (1930) établissent que les dimensions moyennes de deux espèces de Littorines vivant en cuvettes vont en augmentant avec le niveau cotidal et varient donc dans le même sens que la salinité, la teneur en oxygène et la température, mais les auteurs ne précisent pas si cette taille supérieure est due à une croissance plus forte ou à une vie plus longue. Fraser (1931) étudie les relations existant entre la taille et la température chez *Urosalpinx cinerea* et constate que la taille est d'autant plus grande que la température est plus basse. Federighi (1931) observe qu'à Woods Hole cette espèce atteint une taille plus grande qu'à Beaufort (Virginie) et Norfolk (Caroline du Nord).

Pelseneer (1934) établit l'âge des animaux de diverses tailles de *Gibbula umbilicalis* à Wimereux. Selon Coe (1936 et 1942) les *Crepidula fornicata* des côtes de Nouvelle-Angleterre ont une croissance plus rapide durant les périodes de changement de sexe que durant les périodes de fonctionnement sexuel. Cette espèce a une croissance ralentie en hiver tandis que *C. onyx* et *C. nummaria*, plus méridionales, ont une croissance continue tout au long de l'année. Coe note que la taille diffère, à âge égal, selon les dimensions du support; ainsi un support de surface réduite amène à une forme naine. Moore (1937) établit les dimensions atteintes par *Littorina littorea* en un, deux, trois ou quatre ans, dimensions qui s'échelonnent de 14 à 27 millimètres, mais signale des animaux de 36 millimètres dont l'âge pourrait être beaucoup plus important. Chez *Purpura lapillus*, Moore (1938 *a* et *b*) constate que la croissance stoppe lorsque la maturité sexuelle est atteinte; les animaux ont alors une taille différente selon les stations. Il n'y a plus ensuite qu'un épaississement de la lèvre de la coquille. Cet arrêt de l'accroissement serait plus précoce chez les animaux se nourrissant de Moules, ils auraient cependant atteint alors une taille supérieure à celle des individus s'attaquant aux Balanes, ce qui indique une croissance plus rapide.

Hatton (1938) expérimente sur *Patella vulgata*. Il remarque que la croissance est plus rapide dans les stations polluées mais qu'elle est aussi favorisée par les vagues et surtout par les courants. Elle est plus forte aux niveaux inférieurs. Il n'y a pas de cycle saisonnier pour cette espèce dans la

Baie de Saint-Malo, ce qui oppose ce résultat à ceux de Russel et Orton qui constataient l'un, à Glasgow, une accélération estivale, l'autre, à Plymouth, une accélération printanière, suivie d'un arrêt estival. D'après les vitesses de croissance qu'il a notées Hatton estime que les animaux de 23 millimètres pourraient avoir environ 16 ans. A la suite de nouvelles observations Fischer-Piette (1939 et 1941) confirme la conclusion de Hatton, précisant que cette longévité est valable pour la côte ouverte, que dans un secteur battu elle serait plus faible, et plus réduite encore dans un domaine pollué. De ses observations, il ressort que la vitesse de la croissance et la longévité varient selon le milieu et qu'elles varient en sens inverse l'une de l'autre, que la croissance se poursuit durant toute l'existence des animaux et que, lorsque l'accroissement est rapide, il l'est jusqu'à la fin de la vie. Cette croissance est par ailleurs régulière, sans à-coups saisonniers. (Par contre les observations ont montré que la croissance de *Patella aspera* n'est active que de fin janvier à septembre.) Les courants et la présence de matières organiques sont des éléments favorables à la croissance. En ce qui concerne le niveau cotidal Fischer-Piette note une croissance équivalente pour *Patella vulgata* à 7,5 et à 2,5 mètres au dessus du zéro; toutefois les animaux du niveau inférieur atteignent une taille-limite légèrement supérieure. Le même auteur (1943) envisage l'éventualité que la croissance rapide des Patelles du milieu d'estuaire ne soit l'indice d'un développement purement végétatif, sans reproduction, et ne doive être opposée à la croissance lente, accompagnée du mûrissement des éléments reproducteurs, que l'on rencontrerait dans d'autres domaines écologiques. Examinant les animaux dans ce sens il constate : « Leur remarquable croissance somatique s'accompagne d'un développement proportionné du tissu reproducteur. » C'est dans le même esprit que Fischer-Piette (1946) vérifie que la croissance plus rapide de la coquille ne se fait pas au détriment de l'épaisseur de celle-ci « ainsi la rapidité de leur croissance n'empêche pas les individus de Port-Saint-Hubert d'être, dans leur constitution, parfaitement normaux à tous points de vue. Simplement le film de leur existence se déroule à une vitesse accélérée, et avec un métrage supplémentaire puisque la taille finale est bien plus grande » et l'auteur ajoute « j'ai attribué cette extraordinaire prospérité des Patelles d'estuaires non au facteur « dessalure » mais au facteur « richesse du milieu en matières organiques ».

B. S. Kisch (1951) est le témoin d'une expérience sinon naturelle du moins involontaire. Le réservoir de l'Aquarium de Biarritz ayant été vidé et nettoyé, l'auteur assiste à la réinstallation d'un certain nombre d'espèces *(Littorinidae* et *Trochidae)* et peut ainsi suivre leur croissance.

North (1954), constatant les tailles différentes atteintes par des populations de *Littorina planaxis* et *Littorina scutulata*, réalise des essais dont le résultat extrêmement positif met en évidence la moindre résistance à l'arrachement des animaux de grosse taille. Il explique ainsi la taille supérieure atteinte par les animaux des points calmes.

Walne (1956) note au sujet de *Crepidula fornicata* que la croissance a lieu de mars à septembre et démarre lorsque la température de l'eau dépasse 8 °C mais s'arrête en automne alors que l'eau a encore 15 °C. Quantitativement la moitié de la croissance annuelle est réalisée en juin et juillet.

Gunter (1957) dans le « Treatise on marine Ecology and Paleoecology » généralise (sans donner de références particulières sur les Mollusques) l'opinion que les animaux à sang froid sont plus grands aux limites septen-

trionales de leur domaine, précisant que ces organismes grandissent plus lentement dans les mers froides, arrivent plus tard à maturité, et vivent plus longtemps.

Hancock (1959) constate qu'*Urosalpinx cinerea* grossit plus vite en se nourrissant de *Mya* que de toute autre nourriture, que le taux de croissance diminue si des Huîtres et des Balanes sont consommées et baisse encore s'il s'agit de Moules. Sur les côtes de l'Essex et sur les côtes Nord-Est du Kent la croissance est interrompue de septembre à avril.

Crisp et Fischer-Piette (1959) notent pour *Gibbula umbilicalis* que les exemplaires de la côte basque sont plus petits que ceux des côtes de l'Atlantique situées plus au Nord, observation que le second auteur étend à la Bretagne en 1963.

Mackenzie (1961) étudie la croissance du Muricidae, *Eupleura caudata*, prédateur d'huîtres de la côte atlantique américaine. Dans cette espèce la coquille est ornée de varices. D'après les observations qui ont pu être faites ces varices ne seraient pas annuelles. Certaines années aucune ne se forme tandis que d'autres années il en apparaît deux. Dans cette espèce la croissance s'achève à la maturité sexuelle.

Berry (1961) établit sur *Littorina saxatilis*, dans l'estuaire de la Tamise, que la croissance semble plus rapide aux niveaux supérieurs. Il suppose que, de ce fait, la maturité sexuelle doit y être plus précoce. Mais il faut noter que les animaux de la zone supérieure bénéficient, dans cette station, de l'abri contre la dessication que leur offre une couche épaisse de galets; ceux du niveau inférieur étant sur une couche notablement moins épaisse n'ont pas la même possibilité de trouver un milieu humide, c'est là un cas particulier.

Wyatt (1961) note la présence d'anneaux de croissance chez *Calyptraea sinensis*. Stohler (1962), projetant d'étudier la croissance d'*Olivella plicata*, passe en revue diverses techniques mais sa note préliminaire n'apporte aucun résultat nouveau. Forster (1962) regroupe les résultats concernant les relations entre la taille et l'âge chez *Haliotis tuberculata* mais n'apporte aucune donnée écologique ou saisonnière.

Gaillard (1963) et Williams (1964) signalent respectivement chez *Monodonta lineata* et *Littorina littorea* un ralentissement (voire un arrêt) de la croissance pendant la période durant laquelle les animaux atteignent la maturité sexuelle. Williams précise que ce phénomène est particulièrement marqué chez les individus de petite taille pour lesquels il se produit pour la première fois. Dans ce travail l'auteur suit la croissance de *Littorina littorea* et de *Gibbula umbilicalis* dans une station du Pays de Galles d'après l'augmentation de la taille moyenne de chacune des générations successives. Les résultats sont limités par la confusion des générations au-delà de 3 ou 4 ans.

Leighton et Boolootian (1963) font un historique des données connues avant eux sur la croissance de différentes espèces d'*Haliotis* (accroissement en un temps donné, âge selon la taille, présence d'anneaux de croissance dus à des arrêts de croissance saisonniers, ou à d'autres causes). Ils notent que la préférence alimentaire va à certaines espèces de Phéophycées tandis que d'autres espèces sont plus favorables à l'accroissement. L'apport nutritif est une condition nécessaire mais non suffisante ; en hiver, dans certains secteurs où les algues sont en abondance, il n'y a pas de croissance. Enfin, Frank (1965) aborde l'étude de la croissance de trois espèces d'*Acmaea* mais sans apporter de données écologiques ou saisonnières.

b) Travaux concernant les relations existant entre le milieu et la vitesse de croissance de la coquille chez les Mollusques et chez quelques autres organismes intercotidaux (essentiellement les Balanes).

Le but de cet historique étant de pouvoir examiner comparativement l'effet des éléments du milieu sur la croissance des divers organismes étudiés, ce compte rendu sera fait par rubriques concernant chacune un élément de milieu particulier : Température, Latitude, Niveau cotidal, Agitation, Nourriture, Pollution et teneur en matières organiques, Effet de foule, Nature du substrat, Rythme des saisons seront ainsi examinés successivement. Enfin trois paragraphes regrouperont les données concernant l'influence du cycle sexuel sur la vitesse de croissance, les aspects particuliers de la croissance, en poids ou en volume, de la coquille et les rapports existant entre la vitesse de croissance et la longévité.

Température et latitude

Orton (1923) note que la croissance d'un groupe d'oursins du Spitzberg semble se faire à une vitesse très comparable à celle d'organismes calcaires d'Angleterre et non selon le rythme beaucoup plus lent auquel on se serait attendu pour les pays de climat froid. Weymouth et Thompson (1931), qui étudient la croissance de *Cardium corbis*, précisent que les formes nordiques (Alaska) s'opposent à celles du Sud (Californie méridionale) par un démarrage de la croissance nettement plus lent, mais. en revanche, par un déclin de cette vitesse de croissance beaucoup moins rapide. Les animaux de ces populations atteignent, de ce fait, un plus grand âge et une taille supérieure. Weymouth, Macmillin et Rich (1931), étudiant un autre Lamellibranche, *Siliqua patula*, dans les mêmes domaines géographiques, aboutissent à des résultats identiques. Fraser (1931) compare quant à lui les dimensions atteintes par *Urosalpinx cinerea* en diverses stations de Grande-Bretagne (Essex) et des États-Unis (Norfolk et Beaufort). Il constate que la taille moyenne est inversement proportionnelle à la température des stations. Pour la même espèce, Federighi (1931) signale que les animaux de grande taille sont le résultat des faibles températures et des faibles salinités. Moore (1934) oppose ses propres résultats concernant la croissance de *Balanus balanoides*, obtenus à l'Ile de Man (54° de Latitude Nord), à ceux obtenus par Runnstromm (1925) à Herdla (60° de Latitude Nord) et par Hatton et Fischer-Piette (1932) dans la Baie de Saint-Malo (49° de Latitude Nord) et observe que les exemplaires des mers septentrionales croissent plus rapidement à leur propre température que les exemplaires des mers plus méridionales ne le font, eux aussi, à leur propre température. Newcombe (1936), puis Newcombe et Kessler (1936), étudiant chez *Mya arenaria* le rapport entre le poids de la coquille et la longueur de celle-ci, ainsi que le rapport entre le poids de l'animal et sa longueur, dans diverses stations de la côte nord-atlantique américaine, constatent que ces rapports semblent liés à la température. Les animaux des stations les plus froides (Baie de Fundy) ont une coquille plus épaisse tandis que, en contraste, le poids du corps est plus grand dans les stations à climat plus chaud (Baie

de Chesapeake). A taille égale, les coquilles de la Baie de Fundy sont deux fois plus lourdes que celles de la Baie de Chesapeake, celles des côtes du Maine et du Saint-Laurent se situant entre ces deux extrêmes. En eau chaude, la croissance est plus rapide, mais la taille limite est plus petite. THORSON (1936) étudie le taux annuel de croissance chez plusieurs Lamellibranches du Groenland *(Saxicava arctica, Mya truncata, Pecten groenlandicus, Modiolaria discors* et *Astarte borealis)*. En le comparant avec celui d'espèces moins septentrionales il conclut : « It must therefore be assumed that the bottom Invertebrates in the Northeast Greenland seas will on the whole have a slow growth, a long life and a late maturity.» Ce qui correspond tout à fait aux observations de WEYMOUTH rapportées plus haut. COE (1942) indique que les *Crepidula* de Californie ont une croissance continue tout au long de l'année tandis que les espèces du même genre, de répartition plus septentrionale, ont un arrêt hivernal. DEHNEL (1956) compare la croissance de *Mytilus californianus* en Alaska et en Californie; la croissance est plus rapide dans la station méridionale. Mais la population de Californie se trouve immergée plus longtemps, les proportions du poids de l'animal au poids de la coquille sont plus importantes dans cette population. Faisant état de ces corrections, DEHNEL conclut que, pour une même durée d'immersion, un même poids de matière vivante sécrète une masse coquillière identique dans les deux régions considérées, montrant ainsi une compensation naturelle aux différences de milieu.

NIVEAU COTIDAL

Le niveau occupé par les animaux intervient directement de deux façons; d'une part, en réglant la durée de l'exondation, dont les effets sont atténués par l'agitation et les embruns ou accentués par l'ensoleillement, d'autre part, et du fait de cette exondation, en augmentant ou réduisant le temps que les animaux peuvent consacrer à leur alimentation, voire à d'autres fonctions physiologiques. Enfin, le niveau intervient indirectement en commandant d'autres caractères tels que la température, la salinité, la teneur en oxygène et le degré de variabilité de chacune de ces caractéristiques physico-chimiques.

STEPHEN (1928 et 1929) note pour *Tellina tenuis* une croissance plus rapide pour les animaux de niveau supérieur. COULTHARD (1929) observe une croissance plus rapide pour des populations de *Mytilus edulis* immergées de façon continue. HUMPHREY et MACY (1930) constatent que le volume individuel moyen des Littorines de deux espèces vivant en cuvettes croît avec le niveau cotidal. NEWCOMBE (1935) note que la vitesse de croissance de *Mya arenaria* varie dans le sens inverse du niveau cotidal. MOORE (1935) constate que pour *Balanus balanoides*, tandis que le niveau optimum, en ce qui regarde la croissance, se situe toujours au niveau inférieur sur les points battus, il devient par contre de plus en plus élevé au fur et à mesure que les animaux vieillissent, sur les points abrités. HATTON (1938) sur cette même espèce et sur *Chthamalus stellatus* note une fixation plus forte vers le bas que vers le haut, il observe de même, pour les jeunes, une croissance plus forte vers le bas ; mais, lorsque les animaux deviennent plus âgés, il se

produit une inversion : longévité et croissance deviennent plus fortes vers le haut. Ce même auteur note une croissance plus rapide aux niveaux inférieurs pour *Patella vulgata.*

Les observations de KREGER (1940) sur *Cardium edule* lui permettent de noter que la croissance est favorisée par la durée de l'immersion. C'est aussi la conclusion de GRAHAM et GAY (1945) qui, de même que COULTHARD, notent que la croissance de *Mytilus edulis* est plus rapide en immersion continue que dans le domaine intercotidal. Par contre, QUAYLE (1952) aboutit pour *Venerupis pullastra* au même résultat que celui que nous notions plus haut pour *Tellina tenuis* (STEPHEN, 1928 et 1929); la croissance de ces espèces est plus forte au niveau supérieur.

Les données établies par MOORE et HATTON sur l'inversion intervenant dans la localisation cotidale des conditions optimales de la croissance des Balanes sont reprises par BARNES et POWELL (1953) qui constatent que, après une période de croissance plus rapide dans les régions toujours submergées, les *Balanus balanoides* ont une croissance supérieure dans les régions plus élevées : le résultat en est une taille identique pour les animaux des diverses populations lorsqu'ils ont approximativement deux ans. BARNES (1956) constate qu'en transférant des *Chthamalus stellatus* d'une station intercotidale, à la face inférieure de flotteurs, c'est-à-dire en position d'immersion continue, il obtient d'abord une accélération de la croissance à laquelle succède un retour au rythme normal.

MASON (1957) note que *Pecten maximus* a une croissance plus rapide en eaux peu profondes.

BERRY (1961) constate que la croissance de *Littorina saxatilis* est plus rapide au niveau supérieur. Néanmoins cet auteur précise que les conditions locales permettant aux animaux des niveaux élevés de bénéficier d'une protection contre la dessication, cet aspect doit être à l'origine de la meilleure croissance à ce niveau.

AGITATION

MOORE (1935) constate que les mouvements de l'eau favorisent la croissance de *Balanus balanoides.* HATTON (1938) confirme cette prospérité de *Balanus balanoides* aux points agités et constate, de plus, que pour *Patella vulgata* la densité est plus forte et la croissance plus rapide aux points battus. FISCHER-PIETTE (1939 et 1941) confirme ces observations et ajoute que la croissance de *Patella aspera* est, elle aussi, favorisée par les courants. Ce même auteur (1937 et 1941) note que *Balanus perforatus* qui peuple surtout les points où règnent vagues et courants y bénéficie d'une croissance plus rapide que dans les stations normalement exposées.

SWAN (1952 *a* et *b*), étudiant la croissance de *Mya arenaria* de stations sableuses dans lesquelles l'eau est bien renouvelée et celle d'animaux de stations vaseuses où ce renouvellement se fait moins régulièrement, constate que la croissance est plus rapide dans les premières. Il reprend l'hypothèse de certains de ses prédécesseurs qui mettaient ce fait en rapport avec une meilleure alimentation due à ce renouvellement de l'eau. LOOSANOFF et ENGLE (1947) énoncent, à l'opposé, une condition de « non-excès » de la teneur en plancton ou en matières en suspension dans l'eau, le franchis-

sement de certains seuils d'abondance étant léthal. Barnes et Barnes (1954) mettent aussi en parallèle l'agitation, l'apport alimentaire et la croissance accélérée qui en résulte pour les Balanes. Crisp (1960), expérimentant *in vitro*, met en évidence l'effet accélérateur que le passage de l'eau en courant ininterrompu peut avoir sur la croissance de *Balanus balanoides* et le rôle important que peuvent avoir des différences minimes dans la vitesse du courant.

Nourriture

D'après les observations de Moore (1936 et 1938) les *Purpura lapillus* se nourrissant de Moules atteindraient la maturité sexuelle et l'arrêt consécutif de la croissance de la coquille à une taille plus grande que ceux vivant sur Balanes. Smith (1940) fait une remarque du même ordre au sujet d'*Asterias forbesi* qui grandit plus vite sur Moules que sur Huîtres. Selon Kreger (1940) la croissance de *Cardium edule* est défavorisée par la présence de végétaux (herbiers, algues) sur lesquels se déposent les débris, ou par celle d'autres organismes filtrants tels que les Moules.

Coe et Fox (1942) notent pour *Mytilus californianus* une corrélation entre la vitesse de croissance et l'abondance en Dinoflagellés. En aquarium, selon la nourriture fournie, ces auteurs obtiennent une croissance nulle ou une croissance plus forte que dans la nature. Toutefois, cette condition n'est qu'une condition nécessaire, elle n'est pas suffisante pour assurer la croissance; ainsi les températures supérieures à 20° sont néfastes à tout accroissement. Les mêmes auteurs (1944) précisent que les deux maxima annuels que présente la croissance de *Mytilus californianus*, au printemps et au début de l'été d'une part, et en septembre d'autre part, sont contemporains de l'abondance des Dinoflagellés et de la période de reproduction des *Balanus tintinnabulum*. Les Dinoflagellés et les larves de Balanes agissent-ils par leur abondance sur la vitesse de croissance des Moules ou bien sont-ils favorisés par un même caractère saisonnier du milieu ? A l'inverse, les Diatomées présentent leur maximum d'abondance au mois d'août alors que se situe le ralentissement momentané de la croissance des Moules. Pour *Mya arenaria*, Newcombe (1935) note par contre un parallélisme entre l'abondance et la vitesse de croissance. Mackenzie (1961), comparant l'influence de régimes alimentaires quantitativement différents sur le Prosobranche *Eupleura caudata*, remarque une possibilité d'obtenir *in vivo* une croissance supérieure à celle d'animaux libres.

Coe (1947) note, pour *Tivela stultorum*, que le ralentissement hivernal de la croissance peut être en rapport avec la température, mais peut aussi bien être dû aux tempêtes qui réduisent le nombre d'heures consacrées à l'alimentation. Pour *Mya arenaria*, Swan (1952) constate que, dans les points où le renouvellement de l'eau se fait bien, les animaux croissent vite, ce qu'il rattache à un meilleur apport nutritif, tandis que dans les stations vaseuses, où l'eau stagne davantage, la croissance est moins rapide (c'est toutefois dans ces stations que la coquille réalisée est la plus épaisse).

Barnes et Barnes (1954) étudient la croissance chez plusieurs espèces de Cirripèdes : *Balanus balanoides*, *Balanus balanus* et *Balanus crenatus*. Pour l'ensemble de ces espèces l'accroissement est nettement lié à l'ali-

mentation, elle-même dépendante de l'agitation. L'arrêt estival momentané de la croissance est, selon ces auteurs, en rapport avec un déficit dans l'apport de nourriture. Barnes (1958) complète ces observations pour *Verruca stroemia.*

Hancock (1959) constate que c'est en se nourrissant de *Mya* que les *Urosalpinx cinerea* grossissent le plus vite et que la croissance devient moins forte en passant aux Huîtres, aux Balanes et enfin aux Moules. Les observations de Smith et de Moore, citées précédemment, n'aboutissent pas au même ordre de valeur alimentaire pour ces divers régimes; il faut toutefois noter que pour l'Astérie il s'agit d'ouvrir les Bivalves, pour *Urosalpinx* et *Purpura* de les perforer ce qui introduit une diversification supplémentaire à la valeur alimentaire propre.

Leighton et Boolootian (1963) réalisent un certain nombre d'expériences d'élevages sur *Haliotis cracherodii.* Ces travaux les amènent à conclure que la croissance de cette espèce est plus rapide lorsque l'animal broute certaines algues : *Macrocystis pyrifera, Pelvetia fastigiata* et *Gigartina canaliculata,* tandis que d'autres, telles que *Egregia laevigata,* qui ont une moindre « productivité » ont néanmoins la préférence des animaux. E. Fischer-Piette (1935) a déjà signalé la préférence des Pourpres pour les Balanes alors que l'alimentation en Moules leur est de beaucoup plus favorable (il s'agit là de leur pullulation et non de leur croissance).

Pollution — Matière organique

Hatton (1938), puis Fischer-Piette (1941) notent que *Patella vulgata* s'accroît plus rapidement dans les stations polluées. Le second de ces auteurs fait une observation semblable sur *Mytilus edulis* dont la croissance s'effectue six à sept fois plus vite dans les bassins à flot du port de Saint-Malo que sur les rochers de la côte ouverte (mais à la présence de matière organique s'ajoute l'effet d'une immersion continue). *Balanus perforatus,* bien que peuplant surtout les points agités, est favorisé dans sa croissance par les conditions d'estuaire; de même, *Pomatoceros triqueter* a une croissance quatre fois plus rapide dans la Rance qu'à l'embouchure de celle-ci.

Nature du substrat

Il a été fait état des observations de Swan (1952) concernant le rôle de l'agitation de l'eau sur la vitesse de croissance de la coquille de *Mya arenaria.* Doutant de l'hypothèse de ses prédécesseurs il élève, côte à côte, dans une même station, deux lots d'animaux, l'un dans le sable local légèrement vaseux, l'autre dans un mélange de vase, de graviers et de coquilles brisées apporté d'une autre station. L'expérience inverse est réalisée dans cette autre localité. De ces expériences parallèles, il ressort que les animaux élevés dans le sable ont, dans les deux stations, une croissance plus rapide que ceux élevés dans le mélange de vase et de gravier, quelles que soient

les conditions d'agitation, de nourriture ou d'oxygénation puisque dans chaque station celles-ci ont été identiques pour les deux lots. L'abrasion, l'irritabilité due aux irrégularités du milieu et ses effets sur la rétractibilité du manteau et sur l'alimentation, la fatigue due aux mouvements rendus plus difficiles, l'effet physico-chimique dû au proche milieu sont mis en cause.

Foule

Quelques observations mettent l'accent sur le rôle important joué sur la croissance des animaux par leur densité; en fait, il s'agit exclusivement des très fortes densités.

Moore (1935) note que les individus isolés de *Balanus balanoides* ont une croissance plus rapide que celle des individus des populations denses. Par contre Kreger (1940), qui constate que la présence de végétaux susceptibles de retenir les détritus, ou d'animaux filtrant l'eau (Moules) est nuisible à la croissance de *Cardium edule*, ne remarque pas que la densité des coques elles-mêmes ait une action quelconque sur la vitesse de croissance. Forbes et Crampton (1942) observent l'effet défavorable des fortes densités de population sur la croissance de *Lymnaea palustris*, ils précisent que les animaux ayant ainsi longtemps vécu en foule perdent toute aptitude à recouvrer une vitesse normale d'accroissement, même lorsqu'ils retournent à des conditions favorables. Étudiant une population de *Scrobicularia plana* très dense (mille individus au mètre carré), Green (1957) remarque que très peu de jeunes se trouvent parmi cette population dont les animaux ont une forte longévité. Il pense que cette forte densité empêche l'installation des jeunes. Crisp (1960) compare la croissance des *Balanus balanoides* isolés et de ceux faisant partie de populations serrées. Sa conclusion s'éloigne sensiblement de celle de Moore citée plus haut. Pour lui, ces animaux ont une croissance ralentie en diamètre, mais une augmentation compensatrice de la croissance en hauteur.

Cycle saisonnier

Russell (1909) étudie la croissance de *Patella vulgata* en Écosse, et note que l'accroissement le plus rapide se fait en juin, juillet et août; il y a ralentissement en septembre, accentuation de ce ralentissement en octobre, puis période minimale en novembre et décembre. Ceci pour les animaux les plus jeunes. Mais pour les animaux plus âgés la croissance se limite aux trois mois de d'été. Orton (1928 *b* et *c*) reprend ces observation au Devon et en Cornouailles et précise que la croissance a lieu au printemps et au début de l'été, puis, après un ralentissement (ou arrêt), au cours d'une seconde période de croissance (moins nettement établie) à l'automne. Pour les jeunes cet auteur note aussi un rythme différent; la croissance apparaît comme continue avec seulement deux ralentissements, à la mi-été et à la mi-hiver. Le même auteur (1928 *a*) remarque que la crois-

sance d'*Ostrea edulis* démarre en avril quand la température dépasse 50 °F (9 °C.) et fin septembre quand elle redescend en dessous de 57° F (12°). Ces deux périodes de croissance encadrent la saison de reproduction. Cette dernière prend place lorsque la température est supérieure à 60° (16°). Quant à l'engraissement il a lieu lorsque la nourriture abonde et qu'il n'y a ni croissance, ni reproduction. Stephen (1929) note que *Tellina tenuis* ne se reproduit pas en hiver. Hatton et Fischer-Piette (1932) et Hatton (1938) établissent que dans la région de Saint-Malo *Balanus balanoides* s'accroît de février à juillet, tandis que *Chthamalus stellatus*, espèce plus méridionale, s'accroît toute l'année, même à la saison la plus chaude, le maximum se situant en automne. Powell (1953) note le ralentissement hivernal de la croissance de *Balanus balanoides*. Barnes et Barnes (1954) notent que la période maximale se situe au début de l'été pour *Balanus balanoides*, *Balanus crenatus* et *Balanus balanus*. Selon Barnes (1956) l'arrêt serait hivernal pour *Chthamalus stellatus*. Enfin Barnes (1958) établit que la croissance de *Verruca stroemia* est très ralentie en hiver.

Pour *Patella vulgata*, alors que Russell (1909) et Orton (1928 *b* et *c*) avaient noté, respectivement, à Glasgow et à Plymouth, un arrêt hivernal, plus ou moins prolongé, de l'accroissement, Fischer-Piette (1941) arrive au même résultat que Hatton (1938). Selon ces auteurs, dans la région de Dinard, la croissance de cette espèce se poursuit toute l'année, sans arrêt. Il en est de même pour *Patella intermedia* qui ne manifeste pas d'à-coups saisonniers. Par contre l'accroissement de *Patella aspera* est saisonnier et limité à la période janvier-septembre.

Hamai (1935) indique que la croissance de *Meretrix meretrix* ne s'effectue pas de la même façon tout au long de l'année. En été et au printemps l'accroissement est antéro-postérieur, en automne et en hiver il est dextro-senestre. Selon Kreger (1940) la croissance de *Cardium edule* est surtout défavorisée par les trop grands changements de température et de salinité. Fischer-Piette (1941) étudie l'accroissement de *Mytilus edulis*, il observe une période de croissance rapide de la mi-avril à la mi-septembre et une période de croissance ralentie de la mi-septembre à la mi-avril. Coe et Fox (1942) s'intéressent à la croissance de *Mytilus californianus*, notant une croissance rapide durant les mois froids et une croissance très faible en été, au-dessus de 20°. Ainsi le cycle annuel peut être profondément modifié lorsque la température estivale n'atteint pas ce maximum. On a alors, à cette saison, à condition que la nourriture soit suffisamment abondante, une croissance très forte, qui s'établit à l'époque où le minimum annuel est attendu. Coe (1942) étudie différentes espèces de *Crepidula* et constate que *C. onyx* et *C. nummaria* ont, en Californie du Sud, une croissance continue tout au long de l'année tandis que *C. fornicata*, plus septentrionale, a un ralentissement hivernal de la croissance. Coe et Fox (1944) reprennent l'étude de la croissance de *Mytilus californianus* pendant plusieurs années; la vitesse de croissance présente deux pointes annuelles, l'une à la fin du printemps ou au début de l'été, est suivie, en août, d'un ralentissement, auquel succède, trois années sur quatre, la seconde accélération qui précède le ralentissement de fin d'année. L'abondance en Dinoflagellés, la période d'abondance des larves du Cirripède *Balanus tintinnabulum* se produisent simultanément avec les saisons de fort accroissement des Moules. Ces organismes interviennent-ils comme

aliment, ou bien sont-ils sous le coup d'un même phénomène saisonnier? Sur une autre espèce du genre *Mytilus*, *Mytilus edulis*, Coe (1945) remarque que la baisse de température, entre septembre et décembre, est accompagnée d'un ralentissement de la croissance, mais que, par contre, l'accélération de l'accroissement prend place en février alors que la température baisse encore. Par ailleurs, pour cette espèce, si de mars à juillet, température et croissance chez les jeunes vont en augmentant, il n'en est pas de même chez les adultes dont la croissance se ralentit en avril-juin. Le même auteur (1947), observant le parallélisme entre la vitesse de croissance et la température pour *Tivela stultorum*, met en évidence que les froids sont accompagnés de mauvaises conditions de la mer, en particulier de tempêtes, qui réduisent considérablement le temps que les animaux peuvent consacrer à leur alimentation. Il remarque qu'au mois d'août, alors que les conditions de température et d'alimentation sont favorables, les phénomènes sexuels sont susceptibles de ralentir le rythme de l'accroissement de la coquille. C'est une observation analogue que fait Quayle (1952) au sujet de *Venerupis pullastra*. Pour cette espèce le parallélisme entre température et vitesse de croissance n'est valable que jusqu'au début de la ponte. A celle-ci correspond un ralentissement suivi d'une accélération estivale.

Swan (1952 *a*) conclut de ses observations personnelles sur *Mya arenaria*, ainsi que de celles de ses prédécesseurs, que l'absence d'anneaux de croissance indique une croissance continue tout au long de l'année tandis que leur présence, lorsqu'elle n'est pas accidentelle, est significative d'un arrêt saisonnier.

Pour *Pecten maximus*, Mason (1957) signale que la période d'accroissement s'étend du printemps jusqu'en décembre. Selon Walne (1956) la croissance de *Crepidula fornicata* cesse de septembre à avril sur les côtes de l'Essex; alors qu'elle démarre lorsque la température de l'eau atteint 8°, elle stoppe en automne bien que l'eau ait 15°. Kristensen (1957) étudie *Cardium edule* dans le Waddensee et note que la période de croissance s'étend seulement sur le printemps et le début de l'été. Van der Spoel (1958 et 1959) étudie comparativement la croissance de la coquille de deux espèces de *Viviparus*. Chez ces Prosobranches d'eau douce il constate la présence d'anneaux de croissance hivernaux; ceux-ci n'étant pas uniques pour chaque année il semble que cette période d'extrême ralentissement de la croissance puisse être interrompue par des reprises momentanées de l'activité sécrétrice. Celles-ci pourraient être en relation avec le fait que ces animaux doivent affronter des variations des conditions physiques (en particulier, de température) plus rapides que celles que les animaux marins ou intercotidaux ont à subir. Hancock (1959) et Wyatt (1961) établissent, respectivement pour *Urosalpinx cinerea* (en Essex et sur la côte Nord-Est du Kent) et pour *Calyptraea chinensis* (à Plymouth), que la croissance de ces espèces n'est active que de mai à septembre.

Un fait, établi expérimentalement par Loosanoff et Nomejko (1949) mérite une place à part dans l'énumération des résultats obtenus au sujet du rôle de la température sur le cycle saisonnier de l'accroissement de la coquille. Étudiant la croissance d'*Ostrea virginica*, ces auteurs notent que, dans cette espèce, l'arrêt de la croissance est hivernal (de décembre à mars), mais que, si les animaux sont maintenus à une température supérieure à celle du point d'hibernation (élevage en eau de mer, chaude, courante) la croissance se poursuit au cœur de l'hiver, en même temps d'ailleurs que

la spermatogenèse. (Cette expérience n'a pas été prolongée plus d'un mois.) Ceci tend à montrer un effet direct des températures limites et s'oppose à la conception d'un rythme calqué sur celui des saisons mais sans rapport direct avec les valeurs absolues de la température.

Cycle sexuel

Déjà, dans leur travail de 1949, Loosanoff et Nomejko opposent les travaux concluant à une influence, nulle ou positive, de l'élaboration des éléments sexuels sur la vitesse de croissance, aux travaux concluant à une influence nettement négative. Parmi les premiers se trouvent ceux de Belding (1912) sur *Venus mercenaria*, de Belding (1931) sur *Mya arenaria* et ceux de Coe (1945 et 1947) sur *Mytilus edulis diegensis*. Le travail de Loosanoff et Nomejko (1949) aboutit au même résultat : la croissance de *Ostrea virginica* se poursuit « without definite interruption » pendant la saison de ponte. Il semble que la méthode d'examens mensuels de ces auteurs aurait permis de déceler un ralentissement éventuel. Dans le second groupe se trouvent : Russel (1909) qui note un important ralentissement de la vitesse de croissance au moment où les animaux atteignent leur maturité génitale, Belding (1910) qui, pour *Pecten irradians*, note un ralentissement de la croissance à la saison de ponte, Nelson (1922) qui, pour *Ostrea virginica* signale une croissance rapide jusqu'à la ponte puis un ralentissement, Orton (1928 *a*), qui reconnaît deux périodes de croissance pour *Ostrea edulis*, au printemps et en automne, et note que celles-ci encadrent la saison de reproduction, Moore (1937) qui constate que *Littorina littorea* s'accroît jusqu'à sa maturité sexuelle, c'est-à-dire pendant les trois premières années de son existence et précise qu'il n'y a plus ensuite qu'un épaississement du bord de l'ouverture. Moore (1938) aboutit à la même conclusion pour *Purpura lapillus* : arrêt de la croissance à la maturité sexuelle puis épaississement de la lèvre. Coe et Fox (1942) signalent que la croissance se ralentit pendant la ponte chez *Mytilus californianus*; un épaississement du bord de la coquille se produit alors, épaississement qui demeurera visible ensuite sous forme d'un anneau de croissance; cependant qu'après la ponte une accélération momentanée de la vitesse d'accroissement peut être notée.

Chez *Crepidula*, Coe (1942) note une croissance plus rapide durant les périodes de transformations sexuelles que durant les phases d'activité sexuelle. Le même auteur (1947) signale que, malgré la température et la nourriture favorables, il y a en août un ralentissement de la croissance de *Tivela stultorum*, attribuable à une influence des phénomènes sexuels. Hancock (1959) note aussi une liaison entre la ponte et l'évolution de la vitesse de croissance chez *Urosalpinx cinerea*.

Fischer-Piette (1943), constatant la croissance accélérée des Patelles en milieu d'estuaire, envisage l'hypothèse que ce pourrait être l'indice d'un développement végétatif, sans processus de reproduction, à opposer à la croissance lente, accompagnée de mûrissement des éléments reproducteurs, réalisée dans les conditions normales. Examinant les Patelles en question, l'auteur constate que leur remarquable développement

somatique s'accompagne d'un développement proportionné des tissus reproducteurs.

Croissance pondérale et croissance volumétrique

Newcombe et Kessler (1936) étudient chez *Mya arenaria* le rapport entre le poids et la longueur de la coquille et le rapport entre le poids de l'animal et la longueur de la coquille, en diverses stations de la côte atlantique de l'Amérique du Nord. Ils constatent que ces rapports semblent liés à la température. Les animaux des stations les plus froides (Baie de Fundy) auraient une coquille plus épaisse, mais par contre ils auraient un corps de poids inférieur à celui des animaux des stations plus méridionales (Baie de Chesapeake). Swan (1952 *a*) fait l'historique des travaux consacrés à la croissance de *Mya arenaria*. Il lui apparaît qu'une coquille mince et une croissance rapide sont des caractères plus particulièrement en rapport avec les stations où l'eau est bien renouvelée; à l'opposé une coquille plus épaisse et une croissance plus lente sont des caractères de stations où l'eau est moins nettement renouvelée. Fischer-Piette (1946) vérifie que la croissance rapide de la coquille de *Patella vulgata*, dans les conditions d'estuaire ne se fait pas au détriment de l'épaisseur de la coquille. En 1948, le même auteur étudie le rapport du poids et du volume de la coquille de *Patella vulgata* dans des conditions variées (niveaux différents, stations d'estuaire ou de la mer ouverte). Il aboutit à la conclusion que ce rapport semble indépendant des conditions du milieu.

Rapport entre la longévité et la vitesse de croissance

Il existe un nombre limité de données comparatives établissant un lien entre la vitesse de croissance et la longévité. Ceci est dû en premier lieu à ce que tous les résultats concernant la croissance, obtenus par l'étude des dimensions moyennes des individus en diverses saisons et non par l'étude directe de la croissance sur des individus précis, ne permettent de suivre les animaux qu'au cours des premières années de leur vie. Dès lors que la croissance se ralentit, les animaux des générations successives ne forment plus qu'une catégorie de taille, bien qu'ils appartiennent à plusieurs générations. Il n'est plus alors possible d'évaluer la longévité des animaux.

Weymouth et Thompson (1931) signalent que les formes nordiques (Alaska) de *Cardium corbis* s'opposent aux formes méridionales (Californie) par un démarrage de leur croissance beaucoup plus lent mais aussi par un déclin moins rapide, ce qui leur permet d'atteindre un plus grand âge et une plus grande taille. Étudiant *Siliqua patula*, Weymouth, Mac Millin et Rich (1931) notent que les exemplaires de Californie, dont la croissance est plus rapide que celle des exemplaires d'Alaska, ont une taille finale moins grande et une moindre longévité. Thorson (1936) note que les Lamellibranches des Fjords du Nord-Est du Groenland s'accroissent lentement,

sont multi-annuels et sont sexuellement mûrs tardivement tandis que ceux des régions plus méridionales s'accroissent plus vite, ont une vie plus courte et sont mûrs plus tôt. Fischer-Piette (1939 et 1941) arrive à la conclusion que la longévité est inversement proportionnelle à la vitesse de croissance. Ainsi *Patella vulgata* atteint 16 ans sur la côte ouverte, 5 ans dans les courants de la Pointe de Cancaval et deux ans et demi seulement à Port-Saint-Hubert où sa croissance est extrêmement rapide. Les relations entre la longévité et la croissance sont les mêmes pour *Balanus perforatus* et *Balanus balanoides.*

2. — Aspect qualitatif de la croissance de la coquille des Mollusques

Relations entre le milieu et la morphologie

De longue date, les auteurs ont signalé les aspects morphologiques différents présentés par une même espèce selon les localités ou les types de localités. Longtemps cette préoccupation s'est trouvée confondue avec la recherche des frontières entre espèces (c'est par exemple le cas des Patelles européennes). Sans rechercher dans les publications plus anciennes, on trouve dans la classique « British Conchology » de Jeffreys (vol. 3, p. 366, 1865), en référence de l'habitat des diverses variétés de *Littorina saxatilis* (= *rudis*), des indications telles que « var. 1. Nestling in the crevices of rocks above high water mark », ou bien « var. 3. Exposed and high rocks », plus loin « var. 6. Mud-banks and Salt-marshes in estuaries », enfin « var. 8..... on sheltered rocks ». Mais ceci ne concerne que la répartition de variétés. Ce n'est que plus loin que l'auteur écrit dans ses commentaires sur cette même espèce « There are three distinct forms, resulting from a difference of habitat », semblant établir un lien de cause à effet.

L'historique des observations de cet ordre a été fait par Pelseneer (1920) dans son travail intitulé « Les variations et leur hérédité chez les Mollusques ». Dans l'introduction de ce travail, il écrivait : « Une des faces du problème, et non la moindre, consiste donc essentiellement à rechercher quelles sont les conditions biologiques d'environnement qui sont éventuellement en rapport avec les diverses modifications constatées, ou les variations que peuvent engendrer divers facteurs extérieurs du milieu. Mais ce côté dynamique du sujet (par opposition au côté statique ou morphologique pur) commence seulement à être envisagé; et il n'y a encore qu'un petit nombre de recherches ou d'expériences qui aient été entreprises à ce point de vue éthologique, c'est-à-dire en vue de l'explication naturelle des variations, notamment par l'influence modificatrice éventuelle du milieu. »

Sans prendre systématiquement la suite de l'historique établi par Pelseneer, le présent compte rendu passera néanmoins sous silence la plupart des observations notées par cet auteur, reprenant seulement celles dont l'importance les rend indispensables. Il pourra de même être fait abstraction des exemples cités par Wilbur et Owen (1964) dans leur paragraphe intitulé « Ecological influences ».

L'ordre des publications sera le suivant : en premier lieu les Lamellibranches, ensuite les Gastéropodes. Dans chacun de ces deux chapitres l'ordre sera chronologique; toutefois les travaux traitant d'un même animal seront regroupés à la suite du plus ancien de ces travaux.

Lamellibranches

Franc (1960) établit une mise au point du rôle du milieu sur la morphologie et la biologie des Lamellibranches, tant d'eau douce que marins. Le présent exposé se limitera aux Lamellibranches marins. Par ailleurs les effets ressentis individuellement seront seuls évoqués, à l'exclusion de ceux notés sur les caractères des espèces elles-mêmes et faisant partie de leur patrimoine spécifique.

Bateson (1889) examine les rapports existant entre les conditions de vie et les variations de *Cardium edule* dans divers secteurs du Moyen-Orient (Mer d'Aral, Lac de Ramleh) et constate que les coquilles deviennent plus petites, plus minces et inéquilatérales en eau sursalée tandis qu'en eau peu salée la taille et l'épaisseur augmentent. Pour Loppens (1923) la dissymétrie caractérise les populations des fonds mous (sablo-vaseux), les coquilles s'y allongent davantage que sur fond dur (sableux). Par contre la réduction de taille et d'épaisseur va de pair avec les milieux confinés, mal alimentés, ce qui peut d'ailleurs, dans les limites de son expérience être lié à la salinité. Purchon (1939) partage l'opinion de Loppens; les coquilles des estuaires, calmes, envasés, sont plus légères, plus assymétriques, moins costuleuses, que celles des sables marins battus. Mars (1951) se rallie à cette opinion.

D'autres espèces peuplant les sédiments meubles ont fait l'objet d'observations. En premier lieu, étudiant *Meretrix meretrix*, Hamai (1935 *b*) constate que les animaux de la mer ouverte ont une coquille plus allongée que ceux d'une station située sur un diverticule plus protégé dont le fond est légèrement vaseux. Le même auteur (1935 *a*), suivant la croissance de *Meretrix meretrix*, note que, selon les saisons (mais c'est probablement en rapport avec l'évolution du cycle sexuel), l'accroissement est plus important, ou moins important, dans le sens antéropostérieur que dans le sens latéral. Holme (1961), examinant deux formes de *Venerupis rhomboides* et leurs intermédiaires, conclut au parallélisme entre la profondeur, et donc la pression exercée sur les animaux, et les variations des proportions de la coquille.

Mytilus edulis et *Mytilus galloprovincialis* ont longtemps été considérées comme deux espèces différentes subdivisées l'une et l'autre en nombreuses variétés. Cette attitude a été celle de Dautzenberg dans la plupart de ses publications. En 1925, dans son travail en collaboration avec P.-H. Fischer, il les réunit en une seule espèce, précisant pour l'ensemble des variétés « ces divers états étant uniquement dus à des conditions d'habitat différentes ». Boettger (1930), bien qu'il n'accepte pas cette mise en synonymie, admet cependant que les variations de l'une et l'autre des deux entités sont sous la dépendance des éléments du milieu. Pour E. Fischer-Piette (1955) ces deux formes ne sont qu'une même espèce; la forme *galloprovincialis* étant « celle que revêtent les individus dont le test a pu effectuer une croissance très rapide (milieu très favorable) et libre (aucune gêne

mécanique), ce qui permet au test d'être lisse et peu épais, et à son bord libre de devenir anguleux ». Dehnel (1956) note que la croissance de *Mytilus californianus* est plus rapide en Californie que sur la côte de l'Alaska; mais cet écart étant plus fort dans le sens de la longueur que dans celui de la largeur, les animaux des deux stations ont des proportions différentes. Pour Lewis et Powell (1961) qui comparent des éléments d'Angleterre, d'Arcachon, de Marseille et de Naples, la forme *galloprovincialis* n'est qu'une race ou une sous-espèce de *Mytilus edulis*; mais elle est due, selon eux, au grand âge et (ou bien, ou) à la lenteur de la croissance.

Gastéropodes

Colton (1916) examine la distribution des diverses variétés de couleurs de *Thais lapillus* sur les côtes du Maine (U. S. A.); les formes des régions battues sont les plus colorées mais une augmentation se manifeste, par ailleurs, sur les points extrêmement calmes. Selon cet auteur, ce n'est pas le milieu qui influe directement sur la morphologie, les phénomènes constatés sont dus à la sélection naturelle liée à la visibilité des différentes formes, aux oiseaux prédateurs (ce que semble indiquer l'influence de l'homéochromie du substratum et des coquilles.) Burton (1933), reprenant les observations sur les relations entre la coloration des coquilles de *Purpura lapillus* et le substratum, remarque que, sur argile durcie, ces coquilles ont d'ordinaire des bandes brunes sur fond blanc tandis que, sur calcaire ou sur granit, les colorations sont plus variées bien que le blanc reste dominant. Pour Moore (1936) c'est le pourcentage de Moules entrant dans l'alimentation qui influe positivement en ce qui concerne les colorations brun-noir et rose-mauve. L'agitation serait par ailleurs favorable à la coloration jaune des coquilles. Toutefois les essais expérimentaux de régime alimentaire contrôlé, bien que poursuivis durant six mois, n'ont pas fourni de résultats concluants. Par contre, Leighton (1961) opérant quant à lui sur *Haliotis rufescens* obtient, selon le régime alimentaire, des coquilles de couleurs différentes. Ainsi, nourrissant ses animaux d'algues rouges il obtient une coquille rouge, les nourrissant d'un mélange d'algues rouges et d'algues brunes il obtient une coquille rose; enfin, avec un mélange d'algues brunes, d'algues rouges et de pommes de terre, il obtient des coquilles blanc-crème ou blanc-verdâtre, mais jamais de teinte rouge.

Les variations de *Purpura lapillus* ne portent pas uniquement sur la coloration, mais aussi sur la sculpture, l'aspect de la suture, les proportions de la coquille ou de l'ouverture de celle-ci. Agersborg (1929) remarque que, sur les côtes très découpées du Nord de la Norvège, de grandes différenciations morphologiques se manifestent et qu'elles semblent correspondre à certaines qualités du milieu : calme ou agitation, eaux pures ou souillées, salinité, niveau cotidal, nourriture interviendraient. Moore (1936) note comme autre conséquence d'un régime alimentaire riche en Moules, d'une part la réalisation de la coquille selon une spirale moins serrée, dont une ouverture plus large est une conséquence, d'autre part une coquille plus épaisse. Mais dans ces deux aspects semble jouer l'âge auquel intervient la maturité sexuelle dont la réalisation dépendrait précisément du régime alimentaire.

Enfin, STAIGER (1954, 1956) aborde tout différemment l'étude de la variabilité chez *Purpura lapillus*. Il met en évidence l'existence de deux formules chromosomiques qui ont réciproquement 13 et 18 chromosomes haploïdes (soit 8 + 5 métacentriques et 8 + 5 paires d'acrocentriques). Le type 13 correspond aux points très exposés aux vagues, c'est-à-dire en particulier aux roches « à moules » riches en nourriture, le type 18 se localise sur les points calmes en particulier dans la zone à *Ascophyllum nodosum* plus pauvre en proies animales. Aux extrêmes écologiques correspondent les populations les plus pures des deux types. Les intermédiaires écologiques sont habités par des populations intermédiaires. Cette première analyse se limitait aux populations des rivages les plus proches de Roscoff. Étendant son rayon d'action, STAIGER constate que, lorsque se présente un vaste secteur presque totalement battu, le type à 18 chromosomes en est totalement absent, même aux points abrités. Le caractère adaptatif peut donc jouer tant sur le plan local que sur le plan régional. Pour l'auteur les traits morphologiques sont à la fois influencés par la structure génétique et par les conditions du milieu. Une meilleure connaissance des conditions génétiques permettra de mieux distinguer le rôle des éléments de l'une et de l'autre catégorie. Ainsi, la taille moyenne est d'autant plus forte que les populations sont plus pures, de l'une ou l'autre catégorie, les populations hétérogènes ont de moindres dimensions; par contre l'épaisseur est d'autant plus forte que les populations sont plus hétérogènes. L'hétérogénéité génétique des populations étant liée au degré d'agitation, l'épaisseur de la coquille va donc de pair avec celle-ci : coquille mince aux points battus et aux points calmes, coquille d'épaisseur moyenne aux points intermédiaires. Mais lorsque l'on se trouve en présence d'un secteur dont la presque totalité est exposée, dont la population est de type 13 dans sa totalité, les relations entre l'épaisseur de la coquille et le degré d'agitation sont différentes, elles sont même en partie contraires. En effet, dans ce secteur l'épaisseur augmente parallèlement à l'agitation tandis que dans le premier cas lorsque l'on passe d'un point modérément agité (génétiquement hétérogène, c'est-à-dire à coquille épaisse) à un point plus agité (génétiquement plus homogène, c'est-à-dire à coquille plus mince) on observe un amincissement de la coquille. Il est à noter que la densité des populations est plus grande dans les populations hétérogènes, ce fait ajouté à celui de la coquille plus épaisse montre une plus grande prospérité, une meilleure adaptation à des conditions écologiques variées; les populations homogènes se montrent plus étroites dans leurs exigences écologiques, d'où leur confinement dans des secteurs plus précis.

Les auteurs abordant les Patelles européennes ont longtemps été partagés entre deux tendances opposées, les regrouper en un minimum d'espèces ou subdiviser l'ensemble en un nombre important de formes. Ceci dénote leur grande variabilité et les aspects très voisins que l'une ou l'autre peut prendre. Bien que cette question soit loin d'être résolue, de gros progrès ont été faits sur la distinction des espèces et dans l'étude de la variabilité de l'une d'entre elles, *Patella vulgata*. ORTON (1928) note que les proportions hauteur/diamètre dépendent des facteurs qui commandent la dessication et que le jeu des vagues n'a qu'une action mineure; toutefois, les embruns doivent bien, semble-t-il, contribuer à ralentir la dessication sur les points battus, cependant que la force des vagues doit — tout comme la dessi-

cation — contraindre les animaux à demeurer fermement fixés à leur support. Fischer-Piette (1932) devant un exemplaire présentant une rupture de pente concave émet l'hypothèse que la région apicale a été réalisée alors que l'animal vivait dans une zone supérieure, d'où son aspect rattachable à la variété *conica*, tandis que le reste de la coquille, probablement postérieur à une chute accidentelle dans une zone assez nettement moins élevée, montre une pente des flancs de la coquille moins accentuée. Orton (1932) reprend l'hypothèse que les animaux soumis à la dessication (que cela soit dû au niveau, à l'absence d'algues, à l'exposition) ont tendance à se maintenir fermement au substrat pour conserver leur humidité et que de ce fait, les muscles demeurant contractés, le cercle formé par le bord du manteau est plus petit et la coquille plus conique. Plus l'animal a l'occasion de décontracter sa musculature (moindre agitation, moindre ensoleillement, moindre émersion) plus la coquille est plate. Moore (1934) entreprend des expériences sur ces phénomènes; celles-ci, réalisées dans un bassin, confirment les résultats précédents; un fait nouveau semble acquis, lorsque l'expérience est suffisamment prolongée, la forme primitive de la coquille a tendance à réapparaître. Hatton (1938) reprend cette étude par le biais de déplacements sur le terrain. Des exemplaires de la variété *conica* prélevés aux niveaux les plus hauts sont transférés dans la zone de la variété *major*, c'est-à-dire au niveau bas. Après quatre années d'une croissance assez importante la coquille demeure dans les mêmes proportions. Fischer-Piette (1935 et 1948) puis Fischer-Piette et Gaillard (1959) étudiant les Patelles européennes notent le grand contraste qui existe entre la variabilité restreinte de *Patella intermedia* en Bretagne et la variabilité très importante de cette espèce au Pays Basque et sur la côte ibérique. Par ailleurs certaines des variétés semblent liées à un caractère précis du milieu (var. *Hidalgoi*, de plus en plus fréquente en allant vers le Sud tandis que la forme typique devient plus rare, exemplaires jaune-orangé recueillis dans les stations ou le substratum rocheux avoisine des étendues sableuses). *Patella vulgata*, elle aussi peu variable en Bretagne, l'est davantage sur la côte basque où elle présente des aspects particuliers; l'aspect « breton » réapparaît en Galice, surtout aux points avancés, la tendance « basque » lui succède à nouveau au Portugal mais sans aller aussi loin dans sa différenciation que cela était apparu dans le fond du Golfe de Gascogne. Comfort (1946) reconnaît trois types parmi les *Patella vulgata* de Folkestone, une catégorie à fines striations, une autre fortement sculptée, une troisième à fines striations mais déformée par son habitat sur les Moules. La finesse de sculpture serait liée à celle du substrat. Kisch (1956) est le témoin d'une expérience naturelle, l'installation accidentelle de Mollusques dans le filtre (en plein air) de l'Aquarium de Biarritz. L'auteur constate que les Patelles ainsi soustraites à l'action des vagues présentent, en général, une coquille plus mince et une sculpture plus fine que la plupart de celles qu'on voit sur les rochers de la côte.

Andrews (1940) étudie les variations de *Neritina virginea* et note que dans cette espèce la coquille est plus petite et moins foncée en eau saumâtre qu'en eau douce. Il observe que, dans un étang alternativement isolé ou non de la mer, la taille et la coloration évoluent mais sans simultanéité. Alors que la dépigmentation des coquilles a atteint son maximum et que la repigmentation commence, la taille continue à diminuer. L'auteur

suggère que si l'ensoleillement a un rôle dans la pigmentation la clarté de l'eau aurait une certaine importance.

Coe (1942), constate que la taille et la forme des coquilles de *Crepidula* diffèrent selon le support : sur des graviers on aboutit ainsi à des formes naines, à des individus tordus, arqués, étroits; ce n'est que sur une surface suffisante que l'on observe des animaux de belle taille et de contour régulier. Wyatt (1961) indique que les *Calyptraea sinensis* fixées sur de petites pierrailles peuvent, elles aussi, avoir une croissance anormale, plus particulièrement développée en hauteur qu'en diamètre tandis que les exemplaires fixés sur des Lamellibranches peuvent avoir un contour déformé en fonction du support.

Knudsen (1949) note que le rapport diamètre/hauteur varie dans le même sens que la température chez *Littorina obtusata*. *Littorina palliata* ne serait ainsi qu'une forme nordique de cette espèce. Sacchi (1961-1963) étudie les rapports entre le polychromatisme de *Littorina obtusata* et le milieu. Il met en évidence, à Roscoff, la plus grande activité, à la lumière, des variétés localisées à la surface des touffes de Fucacées (var. *citrina*). Les variétés « de profondeur » (*olivacea*, et plus encore *reticulata*) auraient leur activité inhibée par la lumière. Les *olivacea* dominent en stations abritées, les *reticulata* dans les stations battues. Les *reticulata* peuvent être considérées comme moins résistantes à l'émersion. Une relation est établie entre nanisme, fréquence de la forme *reticulata* et turbulence.

Mars (1956) reprend pour les *Rissoa* cette citation de M. Gignoux : « Cette famille est en état d'évolution exhubérante, tant dans les faunes pliocènes et récentes que dans nos mers actuelles. Il est vraiment impossible, non seulement d'y suivre des rameaux phyllétiques, mais même d'y préciser des coupures spécifiques. » P. Mars, faisant intervenir des éléments écologiques, particulièrement la dessalure et l'isolement, établit des liaisons (avec ou sans existence d'intermédiaires) entre les différents aspects présentés par les *Rissoa* du groupe *oblonga-ventricosa-grossa-membranacea*.

Orr (1959) étudie l'influence des éléments bionomiques sur *Monetaria annulus* et décrit successivement divers écotypes inféodés aux rivages rocheux, vaseux ou sableux, et, enfin, un dernier correspondant aux baies protégées, soit quatre types échelonnés selon le plus ou moins grand degré d'agitation de l'eau. Conchyliologiquement, la variabilité porte sur la taille, les proportions, l'allure de la base, celle du cal et de la dent aperturale. Cette étude entreprise de façon descriptive mériterait d'être reprise expérimentalement.

Enfin, Fischer-Piette, Gaillard, Jouin et James étudient depuis 1960 la variabilité de *Littorina saxatilis*. Ces observations ont déjà fait l'objet d'une série de publications. Le quatrième chapitre du présent travail entre dans le cadre de ces recherches, aussi leur historique lui servira directement d'introduction et leur compte rendu en sera fait indépendamment dans les pages précédant directement l'exposé des recherches personnelles.

ANIMAUX ÉTUDIÉS ET STATIONS PROSPECTÉES

Les espèces ayant fait l'objet de ce travail sont bien connues; les stations où les observations ont été faites appartiennent à des régions dans lesquelles les bionomistes ont réalisé d'importants travaux. Les données regroupées dans le présent paragraphe seront donc très succinctes.

Animaux

Les Mollusques étudiés appartiennent à la classe des Prosobranches; il s'agit d'une espèce de *Littorinidae*, *Littorina saxatilis* (Olivi) et de quatre espèces de *Trochidae*, *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi) et *Gibbula cineraria* (Linné).

Littorina saxatilis (Olivi) occupe la zone du *Fucus spiralis* et celle de *Pelvetia canaliculata* qu'elle dépasse très largement vers le haut sur une partie du domaine de *Verrucaria maura*. Son domaine géographique est immense, au Nord il s'étend jusqu'à la péninsule de Kola, la Norvège, la Baltique, l'Islande et les Iles Féroés, au Sud, il atteint Gibraltar. Cette espèce est en outre présente en Méditerranée, où elle se cantonne dans le fond du golfe de Gabès et dans l'extrême Nord de l'Adriatique. Sur la côte américaine de l'Atlantique elle existe sur la moitié orientale de la côte Nord du Canada continental et sur la côte atlantique jusqu'au New Jersey. Localement, elle fait presque totalement défaut dans le fond du Golfe de Gascogne (exemplaires rarissimes). Cette espèce est susceptible d'extraordinaires variations morphologiques dont un aperçu sera donné au début de la quatrième partie de ce travail.

Monodonta lineata (da Costa) occupe la zone des *Pelvetia canaliculata* et des *Fucus spiralis* dépassant ainsi quelque peu le niveau des pleines mers de morte-eau. Sa limite Nord est mal connue; N. Fisher (1936) cite des exemplaires de Clynnog (dans le Sud-Ouest du Caernarvonshire),

Donovan la cite de Anglesea, mais Forbes lui donne la baie de Cardigan pour limite. Dans la Manche, elle est peu abondante et sporadique à l'Est du Cotentin, tandis que Lyme-Regis serait sa limite sur la côte anglaise. Au Sud, elle s'étend actuellement jusqu'au Maroc et à Madère.

Gibbula umbilicalis (da Costa) n'est pas aussi résistante que l'espèce précédente à l'exondation; elle atteint toutefois la ligne des pleines mers de morte-eau. Elle occupe les zones des *Fucus spiralis, vesiculosus, serratus* et de l'*Ascophyllum nodosum.* Elle atteint, vers le Nord, l'Écosse et les Hébrides; vers le Sud, elle s'étend jusqu'en Mauritanie.

Gibbula pennanti (Philippi), sauf dans le cas d'enduits vaseux, s'élève moins haut que *Gibbula umbilicalis.* On la trouve, fréquemment et en grand nombre, sur les algues dans la moitié inférieure de la zone du *Fucus vesiculosus,* mais surtout sur les *Fucus serratus.* Vers le Nord, elle ne dépasse pas le Cotentin et les Iles Anglo-Normandes, n'atteignant ainsi ni la Grande-Bretagne, ni le Bassin Parisien. La limite Sud de cette espèce, récemment distinguée de la précédente, n'est pas établie avec précision.

Gibbula cineraria (Linné), occupe les zones du *Fucus serratus* et des Laminaires. Cette espèce existe de la Norvège jusqu'en Méditerranée et sur les côtes atlantiques d'Afrique du Nord.

Les trois dernières espèces semblent avoir leur maximum de prospérité dans les milieux allant d'un abri modéré à une agitation moyenne. Elles tendent à éviter les habitats les plus abrités et en particulier les conditions d'estuaire et les côtes où les rochers voisinent avec le sable ou la vase, paraissant être éliminées par les eaux contenant un excès de matières en suspension.

Stations

Les stations étudiées se situent sur la côte du Pas-de-Calais, sur celle du Golfe de Saint-Malo, dans la région de Roscoff et enfin sur la côte basque. Des cartes détaillées de chacune de ces régions permettent de localiser les stations elles-mêmes avec plus de précision. Les cartes des températures saisonnières de la surface de la mer permettant d'apprécier les différences climatiques séparant ces diverses régions sont données dans la figure 1.

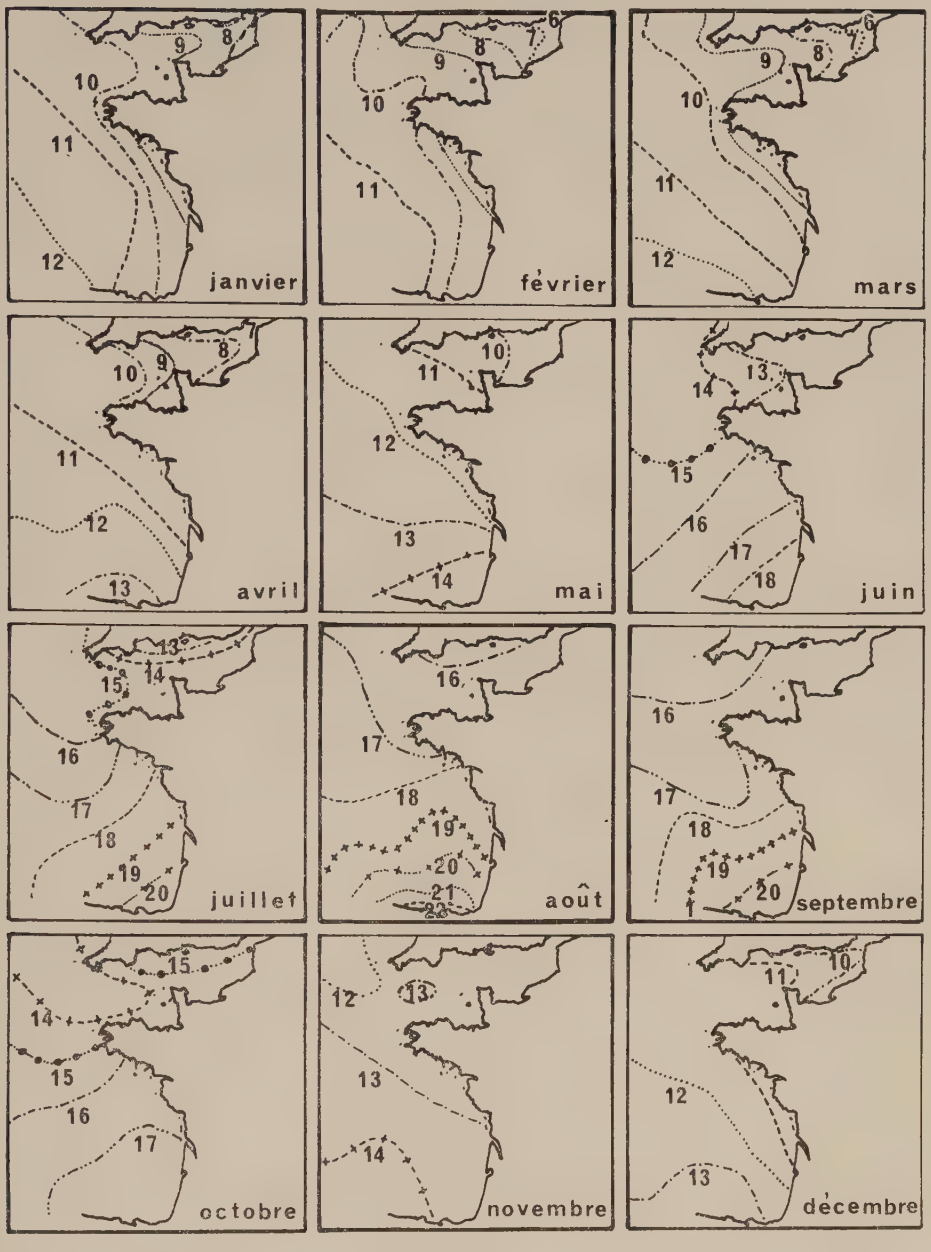


FIG. 1. — Température des eaux superficielles
d'après G. BÖHNECKE, 1963. — Planches 6 à 17

Les stations du Nord de la France sont le Gris-Nez et le Cap de la Crêche.

Au Gris-Nez l'estran est de peu d'étendue, la côte est identique sur toute sa longueur. Le domaine intercotidal est formé des blocs de grès éboulés de la falaise reposant plus ou moins directement sur la roche en place. Parmi les espèces étudiées, seules les *Littorina saxatilis* font l'objet d'observations dans cette station. Le chantier choisi est un bloc de quelques mètres cubes, particulièrement peuplé de Littorines sur sa face supérieure sub-horizontale, et sur ses faces latérales sub-verticales, non directement exposées à la mer.

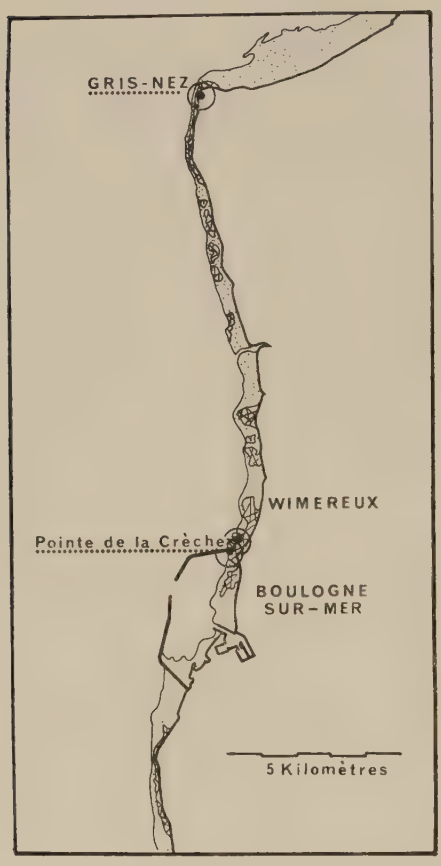


Fig. 2. — Stations de la région du Nord de la France

Le cap de la Crêche, au Nord de Boulogne-sur-Mer, est une avancée peu marquée du rivage terrestre mais a une étendue quelque peu plus importante dans le domaine intercotidal. C'est, selon les niveaux, un roc abrasé ou une grève couverte de blocs de dimensions variées. Il sert de point d'appui à la digue Nord-Est de la rade de Boulogne. Le chantier de *Littorina saxatilis* se localise sur une surface horizontale, fissurée, de roche *in situ* abrasée, à un niveau supérieur à celui des digues portuaires.

Le chantier de *Gibbula umbilicalis* est situé sur une autre avancée du Cap de la Crêche, limitée au domaine intercotidal moyen. C'est une bande rocheuse approximativement horizontale, très irrégulière, mais dont les dénivellations n'excèdent pas une dizaine de centimètres. Sur cette dalle reposent des blocs de quelques mètres cubes sur lesquels vivent des *Purpura lapillus*, tandis que les *Gibbula umbilicalis* sont sur le rocher en place. Le bord extérieur de cette bande rocheuse, en microfalaise (provoquée par le morcellement et l'effondrement de cette assise), est la limite supérieure du domaine des Fucacées et est habité par *Littorina littorea* et *Purpura lapillus*.

Les stations du Golfe de Saint-Malo sont situées, d'une part, à Dinard, sur la côte ouverte, d'autre part, en Rance, à quelques kilomètres de l'embouchure.

La côte de la région de Dinard est protégée par une frange d'îles, d'îlots et d'écueils, par contre, en raison de la forte amplitude de la marée, les courants qui la balayent sont très rapides. La pointe du Moulinet, où des expériences sur *Littorina saxatilis* et *Monodonta lineata* ont été effectuées se situe à l'embouchure de la Rance; la Pointe du Vidé *(Gibbula pennanti, Gibbula cineraria* et *Littorina saxatilis)* est sur la mer ouverte à quelques kilomètres plus à l'Ouest; enfin la station de Cancaval *(Monodonta lineata* et *Littorina saxatilis)* se trouve dans un élargissement de la Rance, à quatre kilomètres de l'embouchure, à l'abri de l'agitation de la mer et des courants de marée qui remontent la Rance (1).

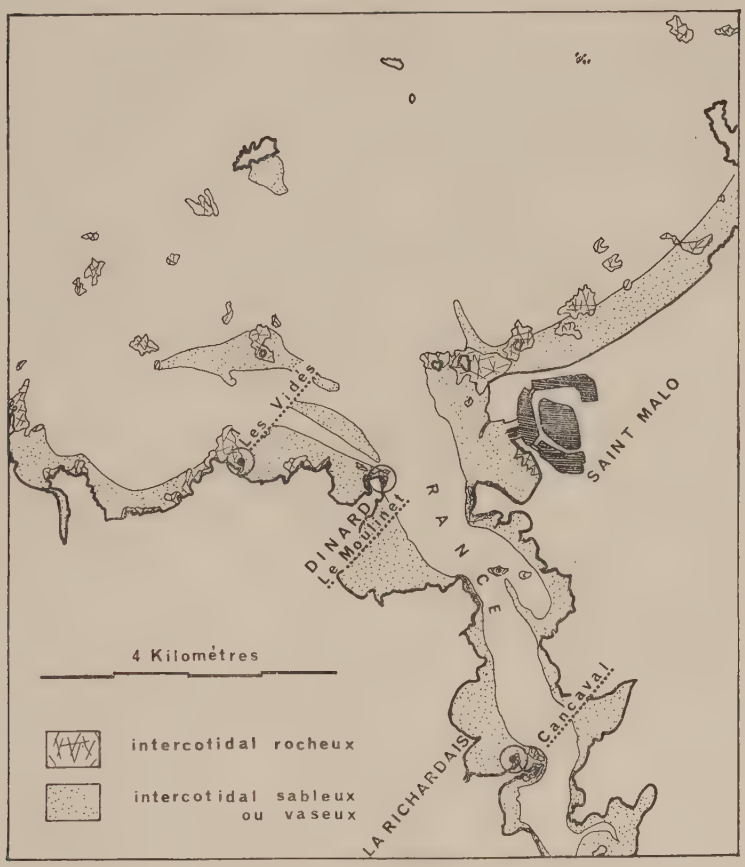


Fig. 3. — Stations de la région de Dinard.

Cette région a été l'objet de nombreuses publications de E. Fischer-Piette; la répartition des espèces y est donc très bien connue. Récemment Crisp et Southward (1958) l'ont à nouveau examinée dans leur travail

(1) L'ensemble de ce travail a été exécuté avant l'établissement du barrage hydro-électrique de la Rance.

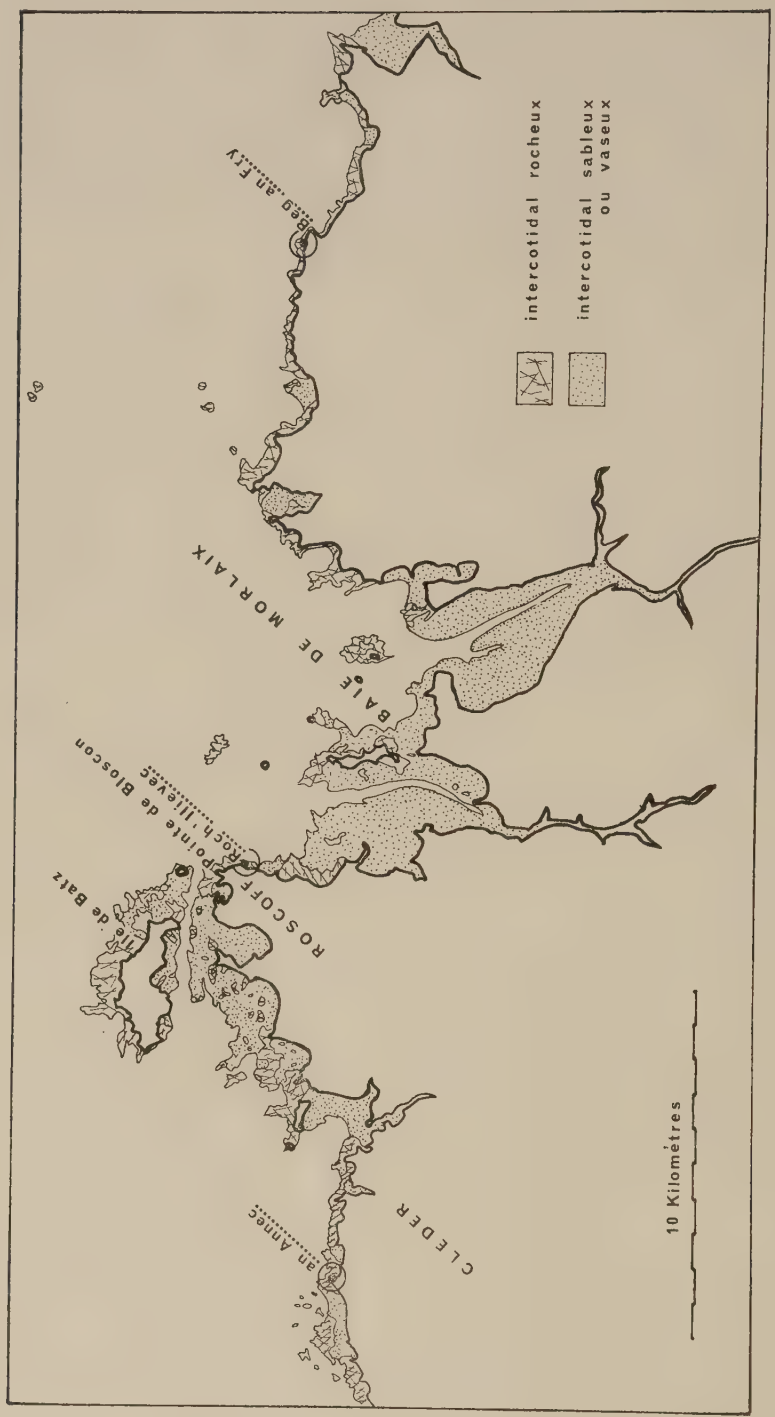


FIG. 4. — Stations du Finistère.

sur les deux rives de la Manche. Pour la région de Roscoff, ces mêmes auteurs venaient à la suite d'une lignée de publications, inaugurée par P. de Beauchamp (1914) dans son travail sur les grèves de Roscoff.

Les stations choisies dans le secteur finistérien sont celles de Roc'h Iliévec, dans les environs mêmes de Roscoff, et de Cléder-Ann'Annec située à une dizaine de kilomètres plus à l'Ouest. La station de Roc'h Iliévec située sur le flanc Est de la péninsule roscovite a été choisie comme étant à la fois dégagée des sédiments et toujours accessible, conditions peu souvent réunies dans cette région, en particulier pour un visiteur devant atteindre ses chantiers à dates fixes. *Littorina saxatilis*, *Monodonta lineata* et *Gibbula pennanti* y ont été étudiées.

La station de Ann'Annec, à 12 kilomètres à l'Ouest de Roscoff, présente un rivage rocheux bien dégagé de toutes îles ou récifs. En arrière de ce dernier se développe une vaste étendue sableuse. Deux chantiers ont été établis, l'un de *Gibbula pennanti*, dans le secteur rocheux avancé, l'autre, de *Littorina saxatilis*, en retrait, présentant ainsi un caractère relativement abrité.

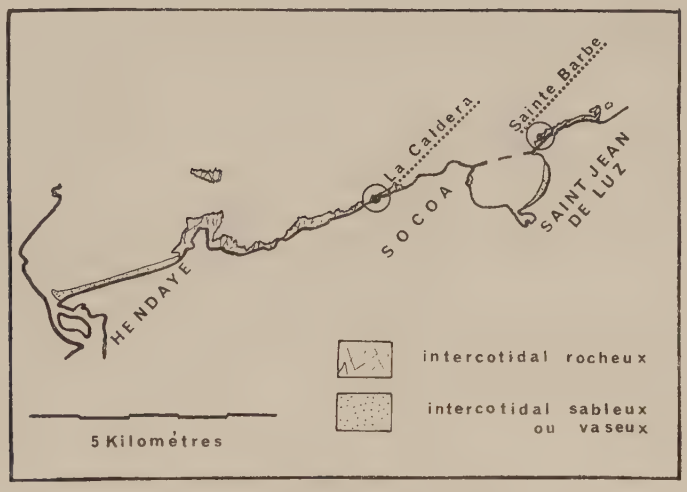


Fig. 5. — Stations de la côte basque.

Le domaine intercotidal basque a fait l'objet d'observations de P. de Beauchamp (1907-1925-1948) et de E. Fischer-Piette (1935). Rappelons seulement le caractère très battu de cette côte largement ouverte aux houles océaniques, l'aspect particulier de cette frange rocheuse dépourvue de toute zone de Fucacées; l'absence presque totale elle aussi de Littorines (à l'exception de *Melaraphe neritoides*). Les deux stations se présentent l'une et l'autre largement ouvertes sur la mer. Elles se situent d'une part, légèrement au Nord-Est de Saint-Jean-de-Luz, à l'extérieur de la Baie, et, d'autre part, à quelques kilomètres au Sud-Ouest de Socoa. *Gibbula pennanti* a été suivie dans chacune d'entre elles, *Gibbula umbilicalis* et *Monodonta lineata* ont été l'objet de travaux, la première à Saint-Jean-de-Luz, la seconde à Socoa.

Le tableau suivant donne le calendrier des visites successives effectuées dans chacune des localités pour la réalisation de ce travail.

Date de la marée de vive eau	Coefficient	Secteurs prospectés
—	—	—
27 février 1960	104	Dinard
15 mars	102	Boulogne-Gris-Nez
13 avril	106	Dinard
25 avril	91	Boulogne-Gris-Nez
12 mai	106	Côte basque
10 juin	104	Dinard
10 juillet	104	Boulogne-Gris-Nez et Dinard
8 août	107	Côte basque
6 septembre	107	Dinard
22 septembre	98	Côte basque
5 octobre	104	Boulogne
21 octobre	102	Dinard et Roscoff
3 novembre	95	Côte basque
20 novembre	103	Boulogne-Gris-Nez
19 décembre	104	Dinard et Roscoff
2 janvier 1961	79	Côte basque
18 janvier	108	Boulogne-Gris-Nez
16 février	112	Dinard et Roscoff
4 mars	91	Côte basque
17 mars	112	Boulogne-Gris-Nez
2 avril	95	Dinard et Roscoff
1er mai	96	Côte basque
14 mai	94	Boulogne-Gris-Nez
31 mai	97	Dinard et Roscoff
13 juin	83	Côte basque
29 juin	99	Boulogne-Gris-Nez
13 juillet	78	Dinard et Roscoff
29 juillet	106	Côte basque
13 août	82	Boulogne-Gris-Nez
27 août	113	Dinard et Roscoff
11 septembre	88	Côte basque
25 septembre	114	Boulogne-Gris-Nez
11 octobre	92	Dinard et Roscoff

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE LA CROISSANCE ANNUELLE DE LA COQUILLE DE *MONODONTA LINEATA* (DA COSTA), *GIBBULA UMBILICALIS* (DA COSTA), *GIBBULA PENNANTI* (PHILIPPI), *GIBBULA CINERARIA* (LINNÉ) ET *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI)

Sommaire

PRÉLIMINAIRES. — TECHNIQUE.

1° Croissance de *Monodonta lineata* (DA COSTA).

A. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) dans trois stations de la côte Nord de Bretagne diversement exposées à l'agitation de l'eau.

B. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) de trois populations bretonnes et d'une population basque.

2° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille dans deux populations de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), l'une du Nord de la France, l'autre de la côte basque.

3° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) sur les côtes de Bretagne et sur les côtes du Pays Basque.

4° Étude de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula cineraria* (LINNÉ).

5° Croissance de *Littorina saxatilis* (OLIVI).

A. — Comparaison de stations voisines ne différant que par leur niveau cotidal.

B. — Comparaison de stations situées dans le même domaine géographique, mais plus ou moins soumises à l'agitation ou aux courants.

a) Stations finistériennes.
b) Stations de la région de Dinard.
c) Stations du Nord de la France.

C. — Comparaison de populations vivant sous des climats différents.

a) Stations abritées.
b) Stations exposées.

D. — Relations entre maturité sexuelle et vitesse de croissance de la coquille chez *Littorina saxatilis* (OLIVI).

CONCLUSION DU CHAPITRE.

Préliminaires

La vitesse de croissance de la coquille, d'une espèce de Mollusque est un des éléments essentiels pour l'estimation de la prospérité de cette espèce en un point donné. Elle permet d'apprécier l'aspect plus ou moins florissant des populations examinées. Cette valeur de la vitesse de croissance caractérise, non pas l'espèce en elle-même, mais une population donnée de cette espèce, dans une station bien précise. Cet élément de prospérité ne peut malheureusement pas être connu directement en parcourant le terrain comme cela est le cas, par exemple, pour la densité des populations ou pour les dimensions des spécimens.

Les publications analysées ont indiqué que, selon les animaux étudiés, la vitesse de croissance peut être la même d'un bout à l'autre de l'année, ou, au contraire, essentiellement variable selon les saisons. Dans le premier cas une appréciation de ce rythme à une quelconque saison est suffisante, tandis que, dans le second cas, il est indispensable de suivre l'évolution de la vitesse de croissance pendant un cycle d'une année.

Les expériences devant se dérouler sur le terrain, il était nécessaire de pouvoir suivre les animaux durant douze mois consécutifs. Quelques essais ont rapidement montré que deux difficultés surgissaient. Tout d'abord, la difficulté d'un marquage persistant pendant une période aussi prolongée, ensuite l'obligation de circonscrire la dispersion des animaux. Ces deux obstacles nous ont contraint à des expériences de durée limitée, expériences successives dont la juxtaposition nous donnerait une valeur annuelle globale.

L'observation de la croissance de la coquille d'un Gastéropode peut être faite sur plusieurs dimensions de cette coquille. Ce sont, sa longueur (ou hauteur), son diamètre et enfin la croissance du bord même de l'ouverture. C'est sur cette dernière dimension que s'est porté notre choix. Son avantage est la grande précision des mesures. Des croissances de peu d'envergure sont sans influence perceptible sur la longueur, ou sur le diamètre, des coquilles. La croissance en épaisseur et son corollaire, l'accroissement pondéral, n'ont pas été abordés dans ce travail.

Technique

La technique a consisté à marquer à la peinture le bord de l'ouverture de la coquille. Cette marque permet, d'une part, le repérage et l'identification des animaux en expérience, d'autre part, la distinction des parties de coquille antérieures au marquage et des parties de coquille néo-formées. Des expériences de contrôle, incluant, outre des exemplaires marqués à la lime où à la peinture, d'autres animaux sans aucune marque sur le bord même de la coquille, nous ont permis de vérifier que ce mode de marquage

ne perturbe pas la croissance. Un contrôle du même ordre a pu être fait sur les Huîtres par Loosanoff et Nomejko (1955). Ces auteurs ont mis en évidence que les Huîtres dont le bord des valves avait été lésé mécaniquement forment la matière coquillière plus rapidement que les autres et rattrapent, de ce fait, les parties endommagées. Une fois la perte compensée elles reprennent un rythme normal. Cette expérience s'est révélée indépendante de la saison à laquelle elle était mise en route. Il semble donc, tant d'après nos propres expériences de contrôle que d'après celles de Loosanoff et Nomejko, que la vitesse de croissance soit indépendante des manipulations et tende même à équilibrer les lésions d'origine externe. Afin de réduire au minimum les risques de traumatismes, dans toutes ces expériences, les animaux récoltés à une marée basse sont remis sur les lieux mêmes de leur récolte après un délai n'excédant pas vingt-quatre heures. Entre temps, ils ont été essuyés, déposés sur des feuilles de papier journal ou de papier filtre, marqués à la peinture, laissés à sec quelques heures puis remis en eau de mer au Laboratoire. A leur retour sur le terrain, ils sont toujours placés dans les retenues d'eau peu profondes, l'ouverture dirigée vers le bas, afin qu'ils aient le maximum de chances d'avoir adhéré au substratum avant le retour du flot. Dans la grande majorité des cas, cette reprise de contact avec le rocher a d'ailleurs pu être constatée avant l'arrivée de la marée montante.

Lors du passage suivant dans la station, les animaux marqués sont récoltés à nouveau, mais cette fois définitivement. Dans le même temps un nouveau lot subit le même traitement de marquage. Une couleur différente a été utilisée pour chacune des expériences successives. Ceci a permis d'identifier les animaux récoltés avec quelque retard et de ne pas les incorporer aux lots ayant pris leur suite sur le même chantier.

Dans la très grande majorité des cas la peinture tient très bien; la partie de coquille néo-formée est très facilement identifiée. Parfois, exceptionnellement pour certaines espèces, plus fréquemment pour d'autres, la peinture peut être écaillée. Il est rare que l'examen à la loupe binoculaire ne permette pas d'en voir des traces suffisantes, sous forme d'une mince lamelle, précisément localisée entre les parties anciennes et les parties nouvelles de la coquille.

L'évaluation de l'importance de la partie de coquille formée est faite le long d'une ligne facilement repérable : celle du plus grand diamètre de la coquille. La mesure est effectuée au pied à coulisse le long de cette ligne équatoriale (et non perpendiculairement au bord de l'ouverture). La portion de coquille mesurée est courbe, la ligne mesurée par le pied à coulisse est, en fait, la corde de l'arc formé. Dans les cas, fréquents, où cette portion de coquille ne représente qu'une quantité infime du tour complet, aucune correction n'a été faite, mais, la mesure a été prise par excès. Dès lors que la portion de coquille approche un quart de tour, la longueur réelle a été estimée.

Les valeurs de la croissance données par ces mesures s'appliquent à des animaux de tailles variées. Il a donc paru utile de les grouper par classes de taille. Ces classes de taille ont été délimitées d'après le diamètre des échantillons. L'évaluation de ce diamètre a été faite en même temps que celle de la partie de coquille néo-formée. La mesure a été effectuée au pied à coulisse, perpendiculairement à l'axe de la coquille, au niveau du bord de l'ouverture.

A partir de l'ensemble des mesures, concernant les échantillons de chaque classe de taille, il a été possible d'établir une *valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille, pour la période de l'année et pour la classe de taille considérées.*

Des valeurs moyennes de la croissance, différentes, s'appliquent donc, aux échantillons jeunes, à ceux qui le sont moins, aux adultes et aux plus vieux. Si l'on excepte quelques cas, qui seront signalés au fur et à mesure du travail, ces classes vont de millimètre en millimètre. Nous avons ainsi, pour chaque période, une série de valeurs indiquant la croissance moyenne des animaux de telle ou telle classe durant toute la durée de cette période.

Précisons, que dans tout ce travail, lorsqu'il sera question des *animaux de la classe x*, il s'agira toujours des animaux ayant une coquille dont le diamètre maximal (mesuré perpendiculairement à l'axe de la coquille au niveau de l'ouverture) est compris entre x millimètres et x millimètres 9/10. Ainsi la classe 7 millimètres regroupe les échantillons ayant au moins 7 millimètres et au plus 7 millimètres 9/10.

La valeur annuelle de la croissance de la coquille a été obtenue, pour chaque classe de taille, par addition des valeurs périodiques successives pour 12 mois.

Nous aboutissons donc, pour chaque espèce, dans chacune des stations prospectées, à *une série de valeurs de la croissance annuelle moyenne du bord de l'ouverture de la coquille*, chacune de ces valeurs concernant les individus *d'une classe précise, d'une population donnée* de cette espèce.

Toutes ces expériences sur la croissance ont porté sur des lots de cent-vingt individus à l'exception d'un nombre restreint de lots prélevés dans des stations aux populations trop clairsemées pour que des récoltes abondantes et renouvelées ne risquent de les faire disparaître (*Monodonta lineata* (da Costa) à Cancaval, pendant toute la durée des expériences; la même espèce, dans les chantiers de la côte basque, au cours de l'été 1961, alors que l'espèce y était en régression). Du fait de circonstances variées et hors de notre contrôle, le nombre d'animaux récoltés se trouve réduit dans des proportions très variables. Bien souvent des animaux ont disparu à jamais; mais, souvent aussi, un certain nombre de ces disparus a été récupéré deux, quatre ou six mois plus tard. Ces « retardataires » n'ont fait l'objet d'aucune observation. Le nombre d'échantillons retrouvés dans le délai normal est indiqué dans les tableaux qui accompagnent l'étude de la croissance saisonnière (troisième chapitre de ce travail).

Chacune des expériences s'étant déroulée dans un espace très étroitement circonscrit, les données obtenues concernent des populations bien précises quoique, à l'inverse de ce qui a parfois été fait au sujet d'animaux fixés ou peu mobiles, ce ne soient pas les mêmes individus qui aient servi de matériel tout au long des observations.

Les premiers paragraphes de cette étude de la croissance annuelle traiteront des différentes espèces de Trochidae. Plusieurs populations de *Monodonta lineata* (da Costa) des côtes du Nord de la Bretagne et du Pays Basque seront comparées en vue de révéler, d'une part, les conséquences de l'agitation, et, d'autre part, celles de la latitude sur la croissance de cette espèce. Les trois paragraphes suivants établiront des rapprochements entre les *Gibbula umbilicalis* (da Costa) du Nord de la France et de la côte basque, entre les *Gibbula pennanti* (Philippi) de Bretagne et du Pays Basque ainsi qu'entre ces deux espèces et *Gibbula cineraria* (Linné). Enfin,

une série d'observations sera consacrée à *Littorina saxatilis* (Olivi), comparaison de stations voisines ne différant que par le niveau cotidal, stations plus ou moins agitées, stations du Pas-de-Calais et de Bretagne, relation entre la maturité sexuelle et la croissance.

1° Croissance de *Monodonta lineata* (da Costa)

L'étude de la croissance annuelle du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) est constituée de deux études comparatives; tout d'abord celle de trois stations de la côte Nord de Bretagne diversement exposées à l'agitation de l'eau, ensuite celle de trois stations bretonnes et d'une station de la côte basque.

A. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) dans trois stations de la côte Nord de Bretagne, diversement exposées à l'agitation de l'eau.

Ces trois stations se situent d'une part, dans la région de Dinard, à la Pointe du Moulinet et à Cancaval, d'autre part dans le Finistère, à Roscoff.

Les stations de la Pointe du Moulinet et de Cancaval sont situées, l'une à l'embouchure de la Rance et l'autre dans une anse à cinq kilomètres de la mer. Elles ont été sélectionnées pour les conditions très différentes qui y règnent, malgré la faible distance qui les sépare. La Pointe du Moulinet, bien que modérément battue, est parcourue par de forts courants de marée; l'anse de La Richardais, que borde la Pointe de Cancaval, est un élargissement de la Rance, à l'abri de l'agitation de la mer. Au Moulinet la zone des marées est intégralement rocheuse, des niveaux les plus bas aux niveaux supérieurs. A Cancaval, la station est située sur le flanc de l'anse envasée de La Richardais; seuls les niveaux supérieurs sont rocheux; il s'agit de rocher en place, modérément incliné, aux cuvettes plus ou moins envasées. Ce rocher s'enfonce dans la vase; la zone de contact est entourée d'une étroite ceinture de blocailles et cailloutis reposant sur la vase durcie.

La troisième station est située à Roscoff, sur le flanc oriental de la Pointe de Bloscon; bien dégagée des écueils et dépôts sédimentaires, peu éloignée de la ligne bathymétrique des dix mètres, elle bénéficie d'un degré d'agitation intermédiaire entre celui des deux stations précédentes. De même que la station du Moulinet elle est rocheuse sur toute l'étendue du domaine intercotidal.

A la Pointe du Moulinet, les classes de taille de plus grande fréquence sont celles de 13 et 14 millimètres, la taille maximale est de 17 millimètres. A Cancaval, les classes de plus grande fréquence sont celles de 23 à 25 millimètres, la taille maximale est de 30 millimètres. A Roscoff, ces deux valeurs sont respectivement de 18 et de 22 millimètres. Ainsi, pour ces données numériques, comme pour l'agitation de l'eau, la station de Roscoff a une position intermédiaire entre les deux autres points.

***

Les deux stations de la Pointe du Moulinet et de Cancaval étant plus strictement soumises à un même climat leur rapprochement sera fait en premier lieu. Les résultats de cette comparaison seront ensuite confrontés avec les données obtenues à Roscoff.

a) *Comparaison des populations de la Pointe du Moulinet et de Cancaval.*

A la Pointe du Moulinet, la valeur de la croissance annuelle totale a pu être établie pour les animaux de 9 à 16 millimètres (Tableau 1). Les résultats obtenus montrent un étagement progressif de cette valeur en sens inverse de la taille des spécimens. Cette observation, valable pour la presque totalité des populations de toutes espèces, est d'ailleurs peu surprenante, elle ne sera pas reprise dans le cours de l'exposé. Les exemplaires de 9 millimètres de diamètre ont, en un an, un accroissement du bord de la coquille de 20 millimètres, ceux de 10 millimètres un accroissement de 17 millimètres, ceux de 11 millimètres un accroissement de 13,3 millimètres. On a ensuite respectivement pour les exemplaires des classes de 12 millimètres, 13 millimètres, 14 millimètres, 15 millimètres et 16 millimètres des accroissements de 10 millimètres, 6,2 millimètres, 4,1 millimètres, 3,1 millimètres et 2,5 millimètres.

Stations	Classes de taille (Diamètre, en millimètres)															
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22-23	24-25	26-29
Dinard-Pointe du Moulinet	20	17	13,3	10	6,2	4,1	3,1	2,5								
Rance-Cancaval	35,0					21,0						10,2		6,7	4,3	2,0
Roscoff	30,0					23,4	18,9	14,3	10,9	9,4	6,4	4,0	3,0			
Socoa				26,0	24,0	22,0	20,5	17,0	15,0							

Tableau 1. — Valeur moyenne, en millimètres, de la croissance annuelle, du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa), en chaque station et pour chaque classe de taille.

A Cancaval, où les populations se caractérisent par leur très faible densité ainsi que par la très grande taille des animaux, le nombre d'exemplaires récoltés est assez faible. Si ces animaux étaient répartis par classe de taille de un millimètre, comme cela a été fait de façon générale, chaque lot serait réduit à un petit nombre de spécimens et les variations individuelles entreraient trop en jeu, aussi a-t-il été jugé indispensable de regrouper les classes par deux. Encore cela n'a-t-il pas été suffisant pour les classes de très petite taille et il a été indispensable de regrouper les animaux de 14 à 19 millimètres pour lesquels la croissance annuelle moyenne a été établie globalement. Pour ces exemplaires, dont le diamètre est compris

entre 14 et 19 millimètres, la croissance annuelle du bord de la coquille est légèrement supérieure à 20 millimètres. Pour les échantillons des classes 20-21 millimètres et 22-23 millimètres cette valeur tombe à 10,2 et 6,7 millimètres; pour la classe 24-25 millimètres elle n'est plus que de 4,3 millimètres. En ce qui concerne les catégories extrêmes, de très petite ou de très grande taille, les données ne permettent que des évaluations. Les classes inférieures à un diamètre de 14 millimètres auraient une croissance de l'ordre de 35 millimètres par an, tandis que pour les classes comprises entre 26 et 30 millimètres la croissance ne serait plus que de 2 millimètres, voire encore plus faible.

Les valeurs du taux annuel de la croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) obtenues à la Pointe du Moulinet et à Cancaval diffèrent en valeur absolue. En effet si les valeurs minimales constatées pour les tailles les plus grandes sont très voisines il n'en est pas de même pour les fortes valeurs correspondant aux tailles jeunes. Au Moulinet la croissance la plus forte s'établit aux environs de 20 millimètres, tandis qu'à Cancaval la valeur observée est voisine du double, 35 millimètres.

Cette différence n'est pas la seule. En effet si l'on reprend les valeurs des deux stations concernant des animaux de même taille le contraste est encore plus important. Les animaux pour lesquels nous avons des résultats sur les deux chantiers sont ceux de 14 à 16 millimètres. Au Moulinet, ce sont les plus gros pour lesquels nous avons des données, leur croissance est minime, quelques millimètres par an, ils sont à la fin de leur existence, leur croissance atteint son minimum après un long ralentissement. A Cancaval, ce sont les plus petits que nous avons pu suivre avec régularité, leur croissance est encore très forte, 21 millimètres, et va se poursuivre longtemps encore à un rythme élevé.

Les animaux de la station abritée de Cancaval semblent donc avantagés par rapport à ceux de la station exposée du Moulinet. Ils bénéficient d'une croissance plus forte pour les petites classes de taille. De plus, au fil de la vie des animaux, le ralentissement de l'accroissement serait moins rapide que dans la station de l'embouchure de la Rance. Ce ralentissement progressif permettrait à la vitesse de croissance de se maintenir à un niveau supérieur à ce qu'elle est au Moulinet. En outre, une fois qu'ils ont atteint et dépassé la taille maximale des animaux du Moulinet, les animaux de Cancaval continuent de croître sans que le ralentissement s'accentue; ce qui leur permet d'accéder à de plus grandes tailles.

b) *Comparaison entre la vitesse de croissance de la coquille de* Monodonta lineata (DA COSTA) *à Roscoff et dans les deux stations de la région de Dinard.*

A Roscoff, la valeur de la croissance annuelle totale de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) a pu être établie pour six classes de taille; ce sont les classes de 14 à 19 millimètres (Tableau 1). Pour les exemplaires de 14 millimètres de diamètre l'accroissement annuel est de 23,4 millimètres, tandis que pour les exemplaires de 19 millimètres il n'est que de 6,4 millimètres soit à peine plus du quart. Les individus appartenant aux classes de taille intermédiaires de 15, 16, 17 et 18 millimètres s'accroissent selon des valeurs échelonnées entre celles notées ci-dessus, soit dans le même ordre :

18,9 millimètres, 14,3 millimètres, 10,9 millimètres et 9,4 millimètres. Les données concernant les classes de taille des deux périodes extrêmes de la vie de l'animal, pour lesquelles, du fait de récoltes trop peu nombreuses, la croissance annuelle n'a pu être calculée, permettent cependant une évaluation de cette valeur. Pour les catégories plus petites que 14 millimètres cette croissance n'est pas inférieure à 30 millimètres par an. Par contre pour les classes supérieures à 19 millimètres de diamètre cette croissance annuelle est inférieure à 5 millimètres. Cependant il ne semble pas que les animaux passent, avant leur mort, par une période d'existence sans croissance de la coquille. Les spécimens des tailles les plus grandes qui ont pu être observés manifestent une tendance à un accroissement minime,mais net.

FIG. 6. — Évolution de la vitesse annuelle de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) en fonction de la taille des animaux. Stations de Cancaval (A), de Dinard (Pointe du Moulinet) (B), de Roscoff (C) et de Socoa (D). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

Si l'on rapproche ces résultats de ceux relevés à Dinard et à Cancaval on peut constater qu'ils s'inscrivent dans une position intermédiaire qui correspond à l'agitation modérée de la station de Roscoff. Déjà les tailles maximales et les tailles de plus grande fréquence notées dans la station du Finistère avaient une valeur intermédiaire entre les valeurs plus fortes de Cancaval et les valeurs plus faibles du Moulinet. Les valeurs de la croissance annuelle, aux diverses tailles, s'intercalent de même entre leurs

équivalents enregistrés pour les deux autres stations bretonnes. Ainsi, pour les exemplaires de diamètre inférieur à 14 millimètres on a une croissance de 35 millimètres à Cancaval contre 30 millimètres à Roscoff et des valeurs allant de 20 à 6,2 millimètres à la Pointe du Moulinet. Au fur et à mesure de l'écoulement de la vie des animaux, le ralentissement se déroule aussi régulièrement dans les trois stations et aboutit à des valeurs de quelques millimètres pour les animaux des tailles les plus grandes (fig. 6).

Ce rapprochement des résultats obtenus à Roscoff et dans les deux chantiers de la région de Dinard montre donc la relation existant entre la vitesse de croissance et le degré d'agitation de l'eau. Cette vitesse est d'autant plus rapide que la station est plus calme. Cette vitesse accrue, qui va de pair avec une taille limite plus importante, se manifeste dès les plus petites tailles. Toutefois, aux approches de la taille maximale on note un taux de croissance extrêmement réduit, équivalent quelles que soient les conditions et qui s'annule approximativement à l'âge où les animaux approchent de leur disparition.

Cet effet favorable des conditions abritées s'oppose aux résultats obtenus sur les Patelles; en effet E. Fischer-Piette (1941) comparant la croissance dans deux populations de *Patella vulgata* de la même région, l'une sur la côte ouverte, soumise à une agitation normale, l'autre en Rance, balayée par de forts courants, constatait que ces animaux, bien qu'atteignant une taille maximale identique, avaient une vitesse de croissance très différente puisque cette taille était atteinte à 15 ans sur la côte et à 5 ans en Rance. Ces travaux précisaient l'observation de Hatton qui avait indiqué que les vagues *et surtout* les courants étaient favorables à la croissance. Cette différence notée par Hatton entre l'action des vagues et celle des courants n'est pas suffisante pour expliquer la dissemblance des résultats obtenus sur les *Monodonta* et sur les Patelles. Elle peut seulement en atténuer la rigueur. Cette discussion sera reprise dans les conclusions du présent chapitre après que les données concernant une autre espèce, *Littorina saxatilis*, auront été rapportées.

B. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) de trois populations bretonnes et d'une population basque.

Les trois stations bretonnes sont celles de Dinard, Cancaval et Roscoff, qui ont fait l'objet du paragraphe précédent. La station basque est celle de Socoa. Le point précis où les expériences ont été réalisées se situe à quelques kilomètres au Sud-Ouest de la localité de Socoa. C'est une station rocheuse, exposée à la forte agitation de la côte basque. Les animaux ont des dimensions intermédiaires entre celles observées à Roscoff et celles de la Pointe du Moulinet, à Dinard. La taille de plus grande fréquence et la taille maximale sont respectivement de 15 et de 19 millimètres.

La valeur de l'accroissement annuel du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) est connue à Socoa pour les animaux appartenant aux classes de 12 à 16 millimètres (Tableau 1).

Elle s'établit à 26 millimètres pour les animaux de 12 millimètres, à 24 millimètres pour ceux de 13 millimètres, à 22 millimètres pour ceux de 14 millimètres, à 20,5 millimètres pour ceux de 15 millimètres et à 17 mil-

limètres pour ceux de 16 millimètres. En ce qui concerne les animaux de plus grandes dimensions, l'estimation ne comporte pas d'incertitude, la valeur saisonnière manquante étant celle d'une période de faible croissance. Les animaux de cette classe s'accroissent de 15 millimètres par an.

Des quatre populations étudiées ce sont celles de Roscoff et de Socoa qui ont les animaux les plus voisins par leurs dimensions. Il est donc préférable de commencer la comparaison par ces deux stations.

L'agitation de la mer est plus forte à Socoa qu'à Roscoff. Ainsi que cela vient d'être constaté sur les côtes bretonnes, un telle turbulence a pour effet de réduire la vitesse de croissance. On devrait donc s'attendre à ce que celle-ci soit plus faible à Socoa qu'à Roscoff. Par ailleurs, nous avons vu qu'en Bretagne, les dimensions des échantillons, qu'il s'agisse de taille de plus grande fréquence ou de taille maximale, s'échelonnent parallèlement aux vitesses de croissance observées; les populations aux gros animaux ayant un plus fort accroissement. Les populations de Socoa étant composées d'animaux plus petits que ceux de Roscoff, c'est un second indice d'une croissance plus faible à Socoa.

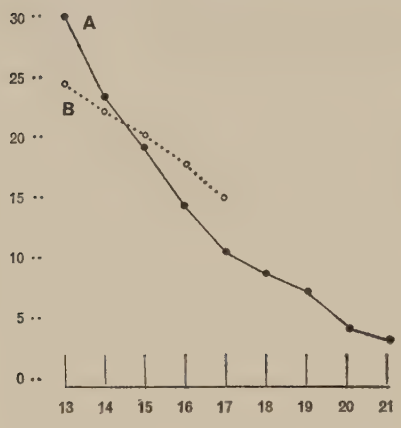


Fig. 7. — Comparaison entre l'évolution de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa), selon la taille des animaux, à Roscoff (A) et à Socoa (B). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

Or, si l'on rapproche les valeurs de la croissance, obtenues à Socoa, de celles notées à Roscoff, on observe bien une croissance plus forte, à Roscoff pour les classes de taille inférieures à 15 millimètres. Mais il n'en est plus de même pour les classes supérieures à cette dimension. Il y a égalité dans les deux stations pour la classe 15 millimètres, tandis que, pour les classes supérieures, la croissance devient plus forte à Socoa. Cette différence est le fait d'un ralentissement beaucoup plus progressif dans la station basque. En effet les animaux des classes 16, 17 et 18 millimètres continuent de s'y accroître de façon importante alors que, à Roscoff, le taux de croissance s'amenuise très brutalement. Il en résulte que plus la taille est grande, plus la différence entre les valeurs de la croissance annuelle dans l'une et l'autre station va en augmentant. De 1,6 millimètres (20,5 et 18,9) pour les animaux de 15 millimètres cette différence passe à 2,7 (17 et 14,3) pour ceux de 16 millimètres, puis à 4,1 (15 et 10,1) pour ceux de 17 millimètres. Ces différences apparaissent encore plus importantes, en valeur relative, si l'on observe qu'elles sont calculées à partir de données de plus en plus faibles. La figure 7 concrétise cette opposition entre le ralentissement de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) à Roscoff et à Socoa. Sachant que la taille maximale à Roscoff est nettement supérieure (23 millimètres) à celle atteinte à Socoa (20 millimètres) on pouvait s'attendre à ce que, contrairement à ce qui vient d'être noté, la croissance s'y poursuive, sur un rythme rapide, jusqu'à une plus grande taille. Il semble que les animaux de Socoa aient un accroissement rapide

jusqu'à une taille de 15 millimètres; une fois cette taille atteinte, après une période de croissance légèrement moins rapide, ils disparaîtraient. Par contre, ceux de Roscoff auraient un ralentissement prématuré suivi d'une longue période de croissance à rythme ralenti. Cette croissance lente, mais prolongée, les amènerait à disparaître à une taille supérieure à celle où disparaissent les animaux de Socoa.

La comparaison entre la station basque et les stations de la région de Dinard est plus délicate en raison des dimensions nettement plus faibles des animaux de la Pointe du Moulinet et de celles beaucoup plus fortes de ceux de Cancaval. Dans la première de ces localités la croissance est marquée, même pour les animaux de petite taille, par des valeurs plus faibles que celles notées à Socoa, ce qui confirme les résultats obtenus précédemment par le rapprochement des observations de Roscoff et de la station basque.

A l'opposé, les valeurs pour Cancaval se situent à un niveau légèrement supérieur. Mais les conditions extrêmement protégées de cette station doivent être prises en considération. C'est à ces conditions particulières qu'est attribuée la supériorité des données relevées en ce point. Les conditions favorables à leur croissance rencontrées par les animaux à Cancaval compenseraient leur situation géographique. Les stations de Roscoff, et plus encore de Dinard, septentrionales, mais non protégées, sont donc plus directement comparables à Socoa pour la recherche de l'effet de la latitude sur la croissance.

Pour l'évolution de la vitesse de croissance au cours du vieillissement des animaux on retrouve dans les deux stations de la région de Dinard une identité complète avec les observations faites à Roscoff. Dans ces trois localités, le ralentissement se fait sentir précocement et se poursuit régulièrement. Il aboutit, à la fin de la vie de l'animal, à des valeurs de croissance très réduites. A l'opposé Socoa se caractérise, comme cela a été noté plus haut, par un ralentissement si modéré de la croissance que les animaux disparaissent alors que leur taux d'accroissement est encore très fort. Les questions que pose cette disparition, en pleine prospérité, des animaux de Socoa seront envisagées dans le chapitre suivant consacré à la longévité.

***

De cette comparaison entre la croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA), sur la côte basque et dans plusieurs stations de la côte Nord de la Bretagne il ressort deux indications. L'une concerne les valeurs absolues atteintes par la croissance, l'autre, l'évolution de la vitesse de croissance dans le cours de la vie de l'animal.

Pour ce qui a trait aux valeurs atteintes par la croissance il a été possible de constater que malgré la forte agitation, qui est un élément défavorable, la croissance des animaux de Socoa est plus rapide que celle des animaux de Roscoff et de Dinard. Il semble donc que le climat méridional doive être considéré comme très favorable à la croissance de cette espèce. C'est à ce climat méridional que la population de Socoa devrait le fort niveau où se situe sa croissance par rapport aux stations bretonnes étudiées comparativement.

Par ailleurs, pour l'évolution de la vitesse de croissance dans le cours de la vie de l'animal, il semble que la population de Socoa s'oppose aux stations bretonnes par le fait que son taux de croissance demeure important

jusqu'aux plus grandes classes de taille, jusqu'aux classes mêmes où la disparition des animaux intervient. Ceci contraste avec les animaux bretons dont la croissance manifeste un ralentissement progressif, très important, qui aboutit à un accroissement minime pour les animaux des classes où la disparition se produit.

2° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille dans deux populations de *Gibbula umbilicalis* (da Costa), l'une du Nord de la France, l'autre de la côte basque.

La croissance annuelle du bord de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) a été étudiée aux deux extrémités des côtes occidentales de la France. Les deux localités sont la Pointe de la Crêche, entre Boulogne-sur-Mer et Wimereux, dans le Nord de la France, d'une part, et la Pointe Sainte-Barbe, à Saint-Jean-de-Luz, sur la côte basque, d'autre part.

Les deux stations sont rocheuses et normalement exposées à l'agitation de la mer. Les classes de taille de plus grande fréquence sont celles de 13 et 14 millimètres à Wimereux et celles de 11 et 12 millimètres à Saint-Jean-de-Luz. Les classes maximales sont respectivement celles de 18 et de 14 millimètres. Déjà Crisp et Fischer-Piette (1959) avaient noté que les échantillons de la côte basque étaient plus petits que ceux des côtes de l'Atlantique situées plus au Nord (1).

La croissance annuelle du bord de l'ouverture de la coquille a pu être calculée à Wimereux pour les exemplaires des classes 10 à 17 millimètres, à Saint-Jean-de-Luz pour ceux des classes 9 à 13 millimètres. Pour la première station les valeurs de la croissance, pour ces classes, sont respectivement de 22,0 millimètres, 22,0 millimètres, 21,4 millimètres, 22,2 millimètres, 15,8 millimètres, 15,6 millimètres, 4,6 millimètres et 3,4 millimètres. Pour la seconde station ces taux sont, dans le même ordre, de 26,0 millimètres, 24,0 millimètres, 18,9 millimètres, 10,3 millimètres et 5,1 millimètres.

Pour les animaux de petite taille, la croissance se réalise à une vitesse très voisine dans les deux stations, avec une légère plus-value pour la localité méridionale. Ainsi, pour la classe 10 millimètres on note 24 millimètres à Saint-Jean-de-Luz contre 22 millimètres à Wimereux. Mais l'examen de l'évolution de cette croissance pour les classes suivantes dénote un ralentissement rapide sur la côte basque tandis qu'un taux important se maintient dans le Nord. Aussi, dès la classe suivante la légère supériorité s'inverse au profit de la station septentrionale et l'on a, du Nord au Sud, 22 millimètres contre 18,9 millimètres pour la classe 11 millimètres, 21,4 millimètres contre 10,3 millimètres pour la classe 12 millimètres, 22,2 millimètres contre 5,1 millimètres pour la classe 13 millimètres. Ce n'est que

(1) E. Fischer-Piette (1963) étend cette observation. La taille de *Gibbula umbilicalis* est plus petite au Pays-Basque (11-12 millimètres) qu'en Bretagne (15-19 millimètres). Elle augmente à nouveau dans le domaine à caractères septentrionaux de la Galice (13 millimètres) sans atteindre toutefois les dimensions des animaux bretons.

au-delà de la classe 15 millimètres que des taux aussi faibles que celui-là seront observés dans le Nord de la France. Dans cette région, bien que le taux baisse progressivement, la modération de ce ralentissement permet à la vitesse de croissance des animaux de rester très rapide jusqu'à cette taille de 15 millimètres. Au-delà la chute est très violente et aboutit à un rythme de croissance aussi réduit que celui noté plus haut pour la station basque. C'est la persistance d'un rythme rapide jusqu'au moment où intervient la chute tardive qui permet aux animaux de la station septentrionale d'atteindre une taille aussi importante. A l'opposé, les animaux de Socoa manifestent un ralentissement précoce et continu qui les amène, alors que leur taille est encore très réduite, à des taux de croissance minimes qui nécessiteraient une longévité extraordinaire pour amener les animaux aux dimensions des spécimens composant les populations du Nord de la France (fig. 8).

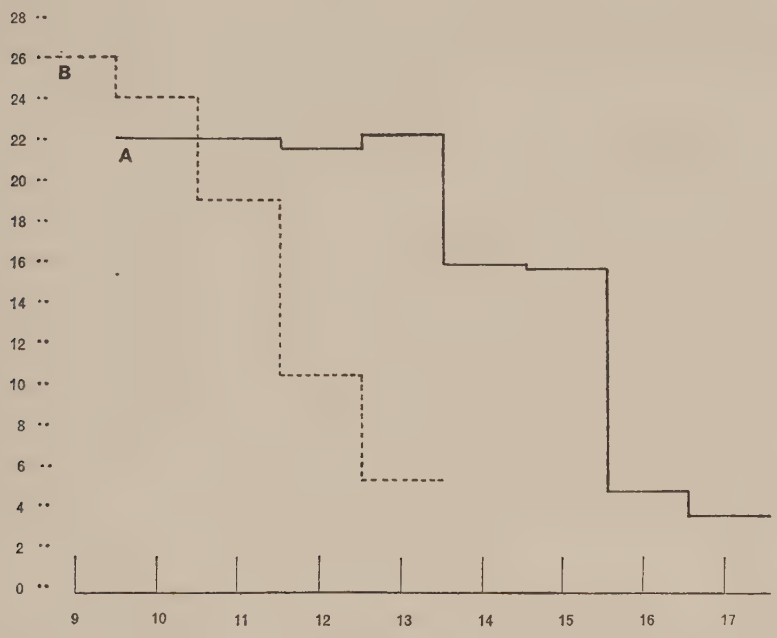


FIG. 8. — Évolution de la vitesse annuelle de croissance de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) en fonction de la taille des animaux. Stations de Wimereux (A) et de Saint-Jean-de-Luz (B). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

La croissance de la coquille des animaux des populations septentrionales de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) se caractérise par la persistance d'un taux important, en dépit du vieillissement. La modération du ralentissement progressif permet aux animaux d'atteindre de grandes tailles avant que la chute brutale de la vitesse de croissance, qui précède la mort, n'intervienne. A l'opposé chez les populations basques on note un ralentissement précoce et rapide dont le résultat est la faible dimension atteinte par les animaux.

3° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi) sur les côtes de Bretagne et sur les côtes du Pays Basque.

La croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi) a été étudiée en Bretagne, d'une part, et sur la côte basque, d'autre part. Les stations prospectées en Bretagne sont celles de Roc'hIliévec et de Cléder, dans la région de Roscoff et celle de Saint-Enogat dans la région de Dinard. Sur la côte basque ce sont les populations de Saint-Jean-de-Luz et de Socoa qui ont fait l'objet des observations.

Les matériaux de cette espèce ont été récoltés, en fin d'expérience, avec un pourcentage de perte de beaucoup supérieur à celui constaté d'ordinaire. C'est ce qui a provoqué la multiplication des localités étudiées dans chacun des domaines côtiers envisagés.

Stations	Classes de taille						
	8	9	10	11	12	13	14
Gibbula cineraria Dinard	14,0	11,9	8,9	9,0	5,0		
Gibbula pennanti Dinard		36,0	32,0	21,8	18,4	15,9	
Gibbula pennanti Roscoff				30,0	31,3	19,3	7,4
Gibbula pennanti Cléder				34,0	28,6	17,6	6,1
Gibbula pennanti Saint-Jean-de-Luz			12,9	11,0	8,0		
Gibbula pennanti Socoa			10,7	7,7			

Tableau 2. — Valeur moyenne, en millimètres, de la croissance annuelle du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula cineraria* (Linné), en Bretagne, et de *Gibbula pennanti* (Philippi) en Bretagne et au Pays Basque.

Les animaux des populations de Bretagne ont des dimensions supérieures à celles des animaux des populations basques; c'est une observation qui a été faite précédemment pour *Gibbula umbilicalis* (da Costa). A Dinard la classe de plus grande fréquence est celle de 11-12 millimètres, la classe de taille maximale est de 14 millimètres. A Roscoff-Roc'hIliévec ces données sont de 14 et 16 millimètres; à Cléder, elles sont de 13 et 15 millimètres. La taille de plus grande fréquence est de 11 millimètres pour les deux stations basques, leur classe de taille maximale est de 12 millimètres (Tableau 2).

A Dinard, la valeur de la croissance annuelle du bord de l'ouverture de la coquille est connue pour les classes de 9 à 13 millimètres. Dans les deux stations de la région de Roscoff elle a pu être déterminée pour les classes de 11 à 14 millimètres. Ces valeurs sont pour Dinard de 36 millimètres pour la classe 9 millimètres, de 32 millimètres pour la classe 10 millimètres, de 21,8 millimètres pour la classe 11 millimètres, de 18,4 millimètres pour la classe 12 millimètres et de 15,9 millimètres pour la classe 13 millimètres. A Roscoff-Roc'hIliévec on a dans le même ordre pour les classes 11 à 14 millimètres, 30 millimètres, 31,3 millimètres, 19,3 millimètres et 7,4 millimètres. Enfin à Cléder-Ann'Annec, pour les mêmes classes de taille, on a 34,0 millimètres, 28,6 millimètres, 17,6 millimètres et 6,1 millimètres. Pour Saint-Jean-de-Luz les valeurs connues concernent les classes 10 à 12 millimètres, elles sont de 12,9 millimètres, 11,0 millimètres et 8,0 millimètres tandis qu'à Socoa on a pour les classes 10 et 11 millimètres, 10,7 et 7,7 millimètres. Cette juxtaposition des valeurs de la croissance en Bretagne et au Pays Basque permet de constater l'énorme différence qui les sépare. Cette croissance atteint, ou dépasse, 30 millimètres dans toutes les stations bretonnes, alors qu'elle est loin d'atteindre la moitié de cette valeur dans les stations basques. Ces valeurs de la croissance annuelle de *Gibbula pennanti* (Philippi) dans les trois stations bretonnes sont les plus fortes valeurs observées dans ce travail. Elles peuvent être imputées à des phénomènes de divers ordres. Il ne peut s'agir d'un caractère particulier à l'espèce en question, puisqu'en d'autres stations, celles du Pays Basque, sa croissance y est bien moins forte. Il ne peut non plus être question d'un caractère particulier à ces stations puisque les populations d'autres espèces y ont une croissance normale. La présence de catégories juvéniles, à forte croissance, dans les lots incriminés ne peut pas être retenue, outre le fait que les éléments jeunes de *Gibbula pennanti* (Philippi) sont assez difficiles à découvrir et très rares dans nos lots, le seul examen des vitesses de croissance des animaux de toutes classes de taille de Dinard, par exemple, montre que, même au voisinage de la taille maximale, ce taux de croissance demeure supérieur à ce qu'il est à Saint-Jean-de-Luz ou à Socoa pour les animaux appartenant aux plus petites classes de taille (fig. 9).

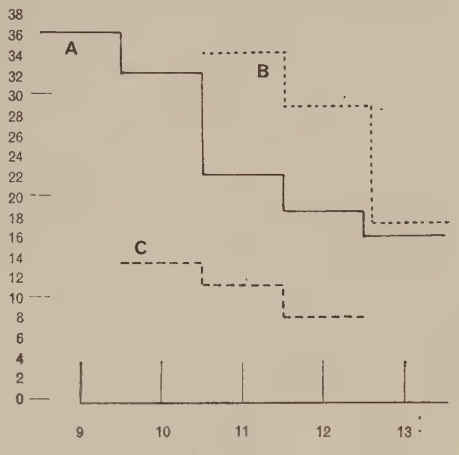


Fig. 9. — Évolution de la vitesse annuelle de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi) en fonction de la taille des animaux. Stations de Dinard (A), de Cléder (B) et de Saint-Jean-de-Luz (C). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

Il est difficile d'admettre que cette espèce méridionale bénéficie dans de telles proportions d'un climat septentrional; elle est, en Bretagne, très près de la limite Nord de son extension. Il semble douteux que cette pros-

périté puisse se rattacher directement aux conditions climatiques. Aussi a-t-il paru plus vraisemblable de rapprocher la très forte croissance de *Gibbula pennanti* (Philippi) du voisinage des champs de Fucacées et de Laminaires, voisinage dont ne bénéficient que les populations bretonnes. Au contraire la croissance modérée des animaux de la côte basque va de pair avec l'absence de ces vastes peuplements de Phéophycées dans ce secteur côtier. Or ainsi que l'ont déjà signalé plusieurs travaux (E. Fischer-Piette et J. M. Gaillard, 1956; K. Bakker, 1959) certaines populations de *Gibbula pennanti* (Philippi) paraissent fortement inféodées à ces algues.

Gibbula pennanti n'est pas la seule espèce pour laquelle cette proximité des Fucacées semble bénéfique. E. Fischer-Piette (1941) rapproche les valeurs de la croissance concernant des populations de *Patella vulgata* vivant ou non à proximité de ces Phéophycées. Il note ainsi la croissance nettement plus forte des animaux bénéficiant de ce voisinage. Ceux-ci atteignent 14, 20, 24, 30,5 et 36 millimètres à un, deux, trois, cinq et neuf ans alors que sans Fucacées les dimensions atteintes sont de 11,5, 15,5, 19 et 25 millimètres à un, deux, trois et cinq ans (la longévité est, elle aussi, considérablement en augmentation). Ces expériences sont réalisées sur des chantiers très voisins, l'un garni de petits cirripèdes, l'autre toujours sur les cirripèdes mais à la limite des Fucacées. Pour les Coques, Kreger (1940) constate un effet inverse. Il observe en effet que la présence de Phanérogames marines ou d'algues en quantité notable a un rôle négatif sur la croissance. Il estime que ces organismes récoltent les détritus ou le plancton et jouent ainsi un rôle concurrentiel vis-à-vis des animaux filtreurs. Ce raisonnement de Kreger vient à l'appui de l'hypothèse avancée ici. Cette fixation des éléments mobiles par les végétaux si elle nuit aux filtreurs est avantageuse aux râpeurs que sont les *Gibbula pennanti.*

4° Étude de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula cineraria* (Linné)

Une seule population de *Gibbula cineraria* (Linné) a fait l'objet d'observations; c'est celle de la station des Grands Vidés à Dinard-Saint-Enogat. La classe de plus grande fréquence est celle de 10 millimètres, la classe de taille maximale de 13 millimètres. La valeur annuelle de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille a été calculée pour cinq classes de taille. Elle s'élève à 14,0 millimètres pour la classe 8 millimètres, à 11,9 millimètres pour la classe 9 millimètres, à 8,9 millimètres pour la classe 10 millimètres, à 9,0 millimètres pour la classe 11 millimètres et à 5,0 millimètres pour la classe 12 millimètres.

Cette espèce vit à un niveau très voisin de celui de *Gibbula pennanti* (Philippi) mais on ne la trouve pas comme cette espèce sur les thalles mêmes des Phéophycées. Elle se localise plutôt, et c'est le cas de la population étudiée ici, à la face inférieure des blocs ou blocailles et dans les anfractuosités de pans rocheux plus ou moins inclinés. Sa croissance est très inférieure à celle de *Gibbula pennanti* (Philippi). En valeur absolue elle n'atteint même pas la moitié des données concernant les populations bretonnes de cette espèce. La comparaison avec la vitesse de croissance de

Gibbula umbilicalis (DA COSTA) qui vit dans le même secteur géographique mais à un niveau supérieur amène à des conclusions identiques. Les données que nous avons pour cette dernière espèce concernent le Nord de la France et la côte basque; mais leur parenté pour les classes de petites tailles permet de comparer ces valeurs avec celles établies pour *cineraria*. Pour la classe 10 millimètres les populations de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) du Nord ont une croissance de 22 millimètres, celles de la côte basque, 18,9 millimètres, pour *Gibbula cineraria* (LINNÉ) nous avons noté 8,9 millimètres. Les populations de *Gibbula* pour lesquelles une croissance aussi lente que celle de *Gibbula cineraria* a été notée sont celles de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) des côtes basques. Le rapprochement de ces données permet d'observer le parallélisme des valeurs maximales, et l'évolution identique avec l'âge, de la croissance de ces populations. Les valeurs sont de 12,9 millimètres, 11,0 millimètres et 8,0 millimètres pour *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) à Saint-Jean-de-Luz contre 14,0 millimètres, 11,9 millimètres, 8,9 millimètres, 9,0 millimètres et 5,0 millimètres, pour *Gibbula cineraria* (LINNÉ) à Dinard.

Si l'on examine l'ensemble des valeurs de la croissance obtenues pour les différentes populations, du genre *Gibbula*, étudiées, il semble que les taux réduits, notés pour *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) dans les stations basques et pour *Gibbula cineraria* (LINNÉ), à Dinard, puissent être opposés à ceux de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) et à ceux des populations bretonnes de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI). Un paragraphe prochain, consacré à *Littorina saxatilis* (OLIVI), décrira la croissance accélérée des populations de haut niveau de cette espèce, il est permis d'ébaucher l'hypothèse que *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) peuplant un domaine plus élevé est aussi favorisée par rapport à *Gibbula cineraria* (LINNÉ), tandis que, d'autre part, les populations de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) bretonnes bénéficieraient quant à elles de la présence des champs de Phéophycées.

5° Croissance de *Littorina saxatilis* (OLIVI)

L'extrême polymorphisme de *Littorina saxatilis* (OLIVI) rend obligatoire pour chaque population étudiée la précision de la variété à laquelle elle appartient. Ces variétés seront décrites et figurées dans le deuxième paragraphe du quatrième chapitre de ce travail. Toutefois afin d'éviter d'avoir recours à cette partie du travail, en cours de consultation du présent chapitre, le nom de la variété y sera accompagné de quelques mots indiquant le caractère essentiel de la coquille des animaux, des populations examinées.

Les populations de *Littorina saxatilis* (OLIVI) étudiées ici se répartissent entre la côte Nord de la France, la région de Dinard et la région de Roscoff.

Deux stations ont été étudiées dans le Nord de la France, ce sont : le Gris-Nez et la base de la jetée de la Crèche, à l'est de la rade de Boulogne-sur-Mer. Dans la région de Dinard, une station, de niveau très élevé, a été étudiée à la Pointe des Vidés à Saint-Enogat, deux stations, l'une à un niveau élevé, l'autre à un niveau moyen ont été choisies à la Pointe du Moulinet, à l'embouchure de la Rance. Enfin, la quatrième station de ce secteur est localisée à cinq kilomètres de l'embouchure de la Rance dans la station très protégée de Cancaval. Dans le Finistère les localités se situent l'une à Roscoff, sur la côte orientale de la Pointe de Bloscon au lieu-dit

Roc'hIliévec; l'autre plus à l'Ouest, au lieu-dit Ann'Annec, au Nord de Cléder.

La comparaison d'un aussi grand nombre de stations ne pouvant être envisagée d'emblée, l'exposé sera morcelé et les stations regroupées pour un certain nombre de comparaisons partielles.

Stations	Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)												
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Gris-Nez		12,8	12,8	12,8	10,4	6,5	3,5						
Boulogne			19,6	16,4	23,2	16,8	15,8	12,2	12,0	12,0			
Dinard-Saint-Enogat		12,5	13,6	11,5	7,7	5,3							
Dinard-Le Moulinet, niveau élevé	13,0	13,0	9,6	8,0									
Dinard-Le Moulinet, niveau moyen		8,8	5,1	4,4	4,6								
Cancaval			17,2			14,5		16,0		11,7	3,7	2,8	2,1
Roscoff-Roc'hIliévec			10,3	8,9	6,9	5,0	2,0	1,8					
Cléder-Ann'Annec				16,0	14,6	11,1	11,6	9,3	3,7	3,7			

TABLEAU 3. — Valeur moyenne de la croissance annuelle du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI).

L'examen des résultats obtenus à Dinard dans les deux chantiers de la Pointe du Moulinet et dans le chantier de la Pointe du Vidé permettra d'établir le rôle de la position cotidale, occupée par les populations, sur leur vitesse de croissance. Les données obtenues dans les localités plus ou moins agitées du Gris-Nez, du Moulinet et de Roscoff, confrontées respectivement à celles des stations protégées de Boulogne, de Cancaval et de Cléder, donneront la possibilité d'examiner les rapports existant entre l'agitation de l'eau et l'accroissement de la coquille. Les mêmes points opposés selon leur latitude permettront une approche des rapports existant entre le climat et la croissance. Enfin des observations faites dans la majorité des stations établiront les relations liant la maturité sexuelle et le taux de la croissance.

A. — Comparaison de stations voisines ne différant que par leur niveau cotidal.

Il s'agit de deux points situés à quelques dizaines de mètres l'un de l'autre, à la Pointe du Moulinet, à Dinard; l'un et l'autre sur rocher densément couvert de Cirripèdes. Les *Littorina saxatilis* (OLIVI) sont, dans l'un et l'autre cas, de petite taille (classe de taille maximale, 8 millimètres; classe de plus grande fréquence, 5 millimètres). Leur sculpture est du type

jugosa, caractérisé par des côtes aiguës, peu nombreuses; leur coloration va du blanc jaunâtre au brunâtre. Le chantier de niveau élevé se localise à la limite supérieure du domaine couvert densément par *Chthamalus stellatus* (Poli). Le chantier de niveau moyen est placé à la limite inférieure de la zone couverte densément d'une population mixte de *Chthamalus stellatus* (Poli) et de *Balanus balanoides* (Linné).

Il a été possible de calculer la valeur annuelle de la croissance des classes de taille 4, 5 et 6 millimètres, dans les deux stations (Tableau 3). Pour la plus élevée, la croissance annuelle moyenne pour ces catégories, a été respectivement de 13,0 millimètres, 9,6 millimètres et 8,0 millimètres, tandis qu'au niveau moyen, elle n'était, pour les mêmes catégories, que de 8,8 millimètres, 5,1 millimètres et 4,4 millimètres. Dans l'un et l'autre cas, malgré l'aspect fragmentaire des résultats, qui n'ont permis de calculer que la valeur annuelle de la classe 7 millimètres, au niveau moyen, il semble pour les tailles supérieures, que la croissance se poursuive, quoique plus ralentie encore, jusqu'à la disparition des animaux.

Ainsi les populations des niveaux supérieurs semblent bénéficier d'une croissance plus rapide que celles localisées plus bas dans la zone intercotidale. La vitesse de croissance est inversement proportionnelle au temps d'immersion, ce qui paraît étonnant, à première vue, pour des animaux marins.

***

Une troisième population a été étudiée dans la même région. Sa localisation, à un niveau supérieur à celui des deux chantiers qui viennent d'être examinés, incite à faire le rapprochement des résultats obtenus. Toutefois, la population en elle-même et la station différant nettement des précédentes, il a paru préférable de ne l'introduire que plus tardivement dans la comparaison.

Il s'agit d'une population de *Littorina saxatilis* (Olivi) située au-dessus du domaine des *Chthamalus*, ce qui déjà nuit à une comparaison parfaite; elle appartient de plus à une variété de couleur particulière (var. *rubra*). Les échantillons sont plus grands que ceux des deux autres populations (classe de plus grande fréquence : 6 millimètres, taille maximale : 9 millimètres). Cette station se situe à quelques kilomètres des précédentes à la Pointe des Vidés de Saint-Enogat.

La croissance annuelle du bord de la coquille a été établie pour les exemplaires ayant de 4 à 8 millimètres (Tableau 3). Elle est de 12,5 millimètres pour les exemplaires de la classe 4 millimètres, de 13,6 millimètres (1) pour ceux de la classe 5 millimètres, de 11,5 millimètres pour ceux de la classe 6 millimètres, de 7,7 millimètres pour ceux de la classe 7 millimètres et de 5,3 millimètres pour ceux de la classe 8 millimètres. Ces valeurs se révèlent être supérieures à celles du chantier le plus élevé du Moulinet.

Ainsi, l'étude de la croissance de la coquille de ces animaux, d'un chantier situé sensiblement plus haut que le chantier le plus élevé du Moulinet, renforce l'observation faite dans cette station. Les valeurs de la croissance

(1) La valeur de 13,6 millimètres notée pour la classe 5 millimètres ne peut passer inaperçue, elle est supérieure à la valeur qui la précède et vient à l'encontre du ralentissement de la vitesse de croissance avec l'âge des animaux. Ce phénomène qui se manifeste dans d'autres stations sera analysé ultérieurement.

de différentes populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) situées à des niveaux cotidaux différents s'échelonnent dans l'ordre même des ces niveaux cotidaux. Plus une population occupe un niveau élevé, plus sa croissance est rapide.

Déjà Berry (1961) a noté, pour la même espèce, cet aspect favorable à la croissance présenté par les niveaux cotidaux supérieurs. Mais il l'attribuait aux conditions très particulières de la station qu'il étudiait, les animaux des niveaux élevés y rencontrant des conditions permanentes de protection contre la dessication supérieures à celles des niveaux inférieurs. Ce n'est pas le cas ici. Les conditions sont à ce point de vue tout à fait normales, les animaux des niveaux hauts sont de beaucoup plus exposés à la dessiccation. Fischer-Piette (1941) notait une croissance équivalente pour les *Patella vulgata* de niveaux différents. Par ailleurs les auteurs (cf. Historique) ont établi pour diverses espèces de Cirripèdes le rôle positif de la durée de l'exondation dans certaines conditions. S'il paraît surprenant qu'un animal marin rencontre des conditions plus favorables dans la partie supérieure de la zone du domaine de balancement des marées qu'il habite, il faut préciser pour *Littorina saxatilis* que cette espèce poursuit une certaine activité (copulation, déplacements) à marée basse (au moins, tant que l'humidité demeure suffisante).

B. — Comparaison de stations situées dans le même domaine géographique mais plus ou moins soumises à l'agitation ou aux courants.

Dans chacun des trois domaines prospectés, Finistère, région de Dinard et Nord de la France, deux stations ont été choisies, l'une comme relativement exposée à l'agitation de la mer et aux courants, l'autre comme relativement protégée. Dans la première catégorie se trouvent : dans le Finistère, Roscoff-Roc'hIliévec; dans la région de Dinard, les stations de la Pointe du Moulinet; dans le Nord de la France, le Gris-Nez. Dans la seconde catégorie se trouvent : dans le Finistère, Cléder-Ann'Annec; dans la région de Dinard, la station extrêmement calme de Cancaval, enfin dans le Nord de la France, la base de la jetée de la Crèche à Boulogne-sur-Mer. Précisons que les qualificatifs « exposé » ou « calme » n'ont qu'une valeur relative pour les deux stations d'une même région.

a) *Stations finistériennes.*

La station de Roc'hIliévec, située près de Roscoff, sur le flanc oriental de la Pointe de Bloscon, n'est pas à proprement parler une station battue, mais elle est localement parmi les points, d'accès pratique, qu'approche l'isobathe 10 mètres, son rivage est assez abrupt, aucun écueil ne la sépare de la mer ouverte. A Cléder-Ann'Annec le point choisi pour les chantiers est au contraire localisé à l'abri d'un îlot rocheux et du tombolo qui relie celui-ci à la côte, dans un secteur de côte très sableux, d'estran étendu.

Dans les deux stations les coquilles ont une fine sculpture (variété *rudissima*) et sont approximativement de même taille (la classe de plus grande fréquence est celle de 8 millimètres à Roscoff, celle de 10 millimètres à Cléder, la taille maximale est de 13 millimètres dans les deux populations).

La croissance annuelle a pu être calculée pour les classes de taille de 5 à 10 millimètres à Roscoff et pour celles de 6 à 12 millimètres à Cléder (Tableau 3). Dans la première de ces stations la croissance annuelle s'échelonne, selon les classes de taille, de 10,3 millimètres à 1,8 millimètre, avec pour valeurs intermédiaires, 8,9 millimètres, 6,9 millimètres,

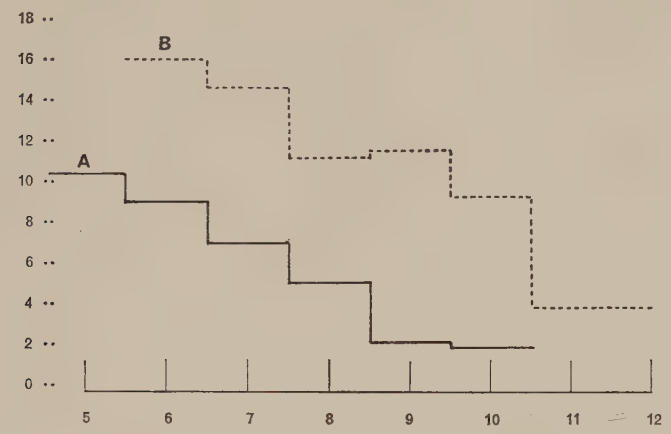


Fig. 10. — Évolution de la vitesse annuelle de croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi), en fonction de la taille des animaux. Stations de Roscoff - Roc'h Iliévec (A) et de Cléder - Ann'Annec (B). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

5,0 millimètres et 2,0 millimètres. Pour la seconde localité elle atteint, selon les classes, entre 16,0 millimètres et 3,7 millimètres avec pour valeurs intermédiaires 14,6 millimètres, 11,1 millimètres, 11,6 millimètres (1), 9,3 millimètres et 3,7 millimètres. La vitesse de croissance pour les animaux des petites classes de taille est le double à Cléder de ce qu'elle est à Roscoff; soit 16,0 contre 8,9 pour la classe 6 millimètres, 14,6 contre 6,9 pour la classe 7 millimètres, 11,1 contre 5 pour la classe 6 millimètres. La proportion devient bien supérieure encore pour les animaux des tailles supérieures, 11,6 contre 2 pour la classe 9 millimètres, 9,3 contre 1,8 pour la classe 10 millimètres. C'est au niveau de la classe 9 millimètres que se remarque l'important ralentissement de la croissance des animaux de Roscoff, ralentissement qui ne se fera sentir qu'à partir de la classe 11 millimètres à Cléder (fig. 10).

De l'étude de la vitesse de croissance de la coquille dans ces deux localités il semble ressortir que la vitesse de croissance des animaux de Cléder, station protégée de l'agitation, est, d'une part, nettement plus importante que celle des animaux de Roscoff, pour les classes de petite taille, et subit, d'autre part, un ralentissement de vieillissement beaucoup plus modéré, ce qui permet aux animaux d'accéder à des tailles supérieures.

(1) Voir note infrapaginale page 51 et paragraphe D. — Relation entre la maturité sexuelle et la vitesse de croissance, page 58.

b) *Stations de la région de Dinard.*

La population de *Littorina saxatilis* (Olivi) de la pointe du Moulinet a déjà fait l'objet de notre étude par niveaux cotidaux. Rappelons cependant que cette station se situe à Dinard, à l'embouchure de la Rance et est, de ce fait, balayée par de forts courants de marée. Au contraire, la station de Cancaval se trouve en Rance, à cinq kilomètres de l'embouchure, dans une indentation, éloignée de tout courant, en retrait d'un épais banc sédimentaire. Ce groupe de stations a déjà été utilisé pour une autre espèce *Monodonta lineata* (da Costa), espèce avec laquelle une comparaison peut de ce fait, être réalisée.

Les animaux de Dinard sont de très petite taille (classe de taille maximale 8 millimètres, classe de plus grande fréquence 5 millimètres) et ornés de côtes aiguës (var. *jugosa*). A l'opposé, ceux de Cancaval sont de très grande taille (classe de taille maximale 15 millimètres, classe de plus grande fréquence 13 millimètres) et leurs côtes sont aplaties (var. *compressa* de la sous-espèce *nigrolineata*, selon Dautzenberg et Fischer, 1912). Les premiers vivent sur rocher peu anfractueux couvert de Cirripèdes, les seconds sur la face inférieure de blocailles formant une bande très irrégulière dans la zone de contact entre le rocher *in situ* et le banc de vase qui occupe le niveau inférieur. Seuls quelques très gros spécimens se hasardent sur le rocher en place. Cette population de Cancaval est localisée, mais assez abondante, de véritables « nichées » de vingt ou trente individus pouvant trouver place sous un bloc gros comme deux poings. La densité des animaux du Moulinet est exceptionnelle puisqu'elle atteint mille animaux au mètre carré. En raison de leur nombre les classes de taille de Cancaval ont été regroupées.

La croissance annuelle est connue à Cancaval pour les animaux compris dans les classes 5-7 millimètres, 8-9 millimètres, 10-11 millimètres, 12 millimètres, 13 millimètres, 14 millimètres et 15 millimètres (Tableau 3). Elle s'élève respectivement pour chacune de ces catégories à 17,2 millimètres, 14,5 millimètres, 16 millimètres (1), 11,7 millimètres, 3,7 millimètres, 2,8 millimètres et 2,1 millimètres.

Ainsi, de 5 à 11 millimètres la croissance se maintient à un fort niveau, une baisse sensible se fait sentir pour les spécimens de 12 millimètres, le niveau diminue plus nettement encore pour les individus de la classe 13 millimètres, puis le ralentissement devient moins marqué pour les classes 14 et 15 millimètres. Pour ces dernières se manifeste une croissance sinon importante du moins très nette puisqu'elle est de plusieurs millimètres par an.

Il n'est pas utile de reprendre l'examen détaillé de la croissance des populations de la Pointe du Moulinet, examen déjà fait précédemment (page 50). Rappelons les valeurs obtenues dans les deux chantiers de cette station. Au niveau élevé, pour la classe 4 millimètres, 13 millimètres; pour la classe 5 millimètres, 9,6 millimètres; pour la classe 6 millimètres, 8 millimètres. Au niveau moyen pour la classe 4 millimètres, 8,8 millimètres; pour la classe 5 millimètres, 5,1 millimètres; pour la classe 6 millimètres,

(1) Voir note infrapaginale page 51 et paragraphe D. — Relation entre la maturité sexuelle et la vitesse de croissance, page 58

4,4 millimètres et pour la classe 7 millimètres, 4,6 millimètres. Soit un échelonnement des valeurs allant de 13 millimètres à 4,4 millimètres à opposer à un éventail beaucoup plus large à Cancaval puisque celui-ci va de 17,2 à 2,1 millimètres; mais il faut préciser, sans que cela diminue en rien le contraste, bien au contraire, que le nombre de valeurs intermédiaires est bien plus grand à Cancaval qu'au Moulinet et qu'il le serait bien plus encore si celles-ci n'avaient été regroupées. Du fait de la grande différence de taille qui existe entre les animaux de Cancaval et ceux du Moulinet, peu de classes de taille trouvent leur équivalent dans l'autre station; on peut cependant comparer les animaux ayant entre 5 et 7 millimètres. Ils grandissent de 17,2 millimètres à Cancaval contre la moitié de cette valeur au Moulinet - niveau élevé (8 et 9,6 millimètres) et le quart au Moulinet - niveau moyen (4,4 et 5,1 millimètres). Lorsque les spécimens de Cancaval atteignent et dépassent 12 millimètres leur croissance ralentit très fortement sans tomber toutefois à un taux d'accroissement aussi faible que celui des animaux du Moulinet ayant une taille moitié moins grande.

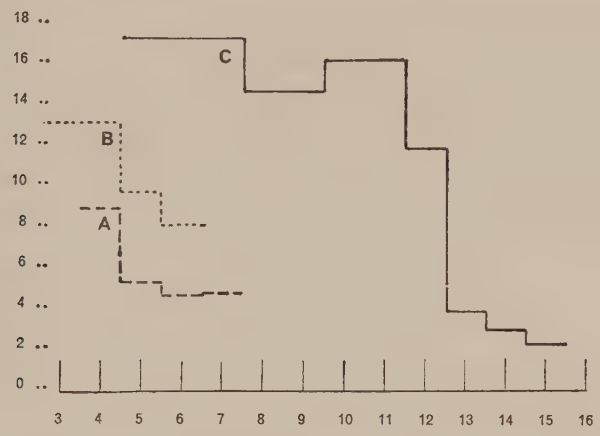


FIG. 11. — Évolution de la vitesse annuelle de la croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI) en fonction de la taille des animaux. Stations de Dinard, Pointe du Moulinet (variété *jugosa*) niveau moyen (A) et niveau élevé (B); Station de Cancaval, Rance (variété *compressa*) (C). En abscisse, classes de taille; en ordonnée, valeur annuelle de la croissance.

La station abritée de Cancaval se révèle donc comme plus favorable à une croissance rapide de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI) que la station du Moulinet exposée aux courants. On peut noter de plus, qu'au-delà de la période de forte croissance, les animaux de Cancaval poursuivent une longue existence marquée par une croissance ralentie; par contre, au Moulinet, le ralentissement est beaucoup moins net, jamais les animaux n'atteignent un taux d'accroissement aussi faible, ils disparaissent avant (fig. 11).

Le fait essentiel de cette comparaison entre la croissance des animaux du Moulinet (point exposé à de forts courants) et celle des animaux de Cancaval (point extrêmement calme) est le taux plus élevé, dans cette dernière station, de la vitesse de croissance de la coquille, caractère déjà noté pour les deux stations finistériennes.

Cette plus grande importance du taux d'accroissement dans les stations de mode protégé avait déjà été notée précédemment pour *Monodonta lineata* (da Costa). Ainsi pour ces deux espèces les animaux de la station abriteé de Cancaval semblent avantagés par rapport à ceux des stations exposées aux courants. On retrouve au cours de la vie de *Littorina saxatilis* (Olivi) à Cancaval ce ralentissement très progressif de la croissance déjà signalé pour *Monodonta lineata* (da Costa). Les animaux de grosse taille qui composent les populations de *Monodonta* et de *Littorina* de la station de Cancaval devraient donc ces dimensions d'une part, à une croissance rapide, dès le début de leur existence, d'autre part, à la persistance de fortes valeurs de croissance alors que leur taille est déjà supérieure à celle des animaux des stations de la côte ouverte. Cependant ces deux populations diffèrent profondément par leur densité. *Monodonta lineata* (da Costa) est très clairsemé et l'on ne peut guère en trouver plus d'un individu par 15 mètres carrés tandis que *Littorina saxatilis* (Olivi) bien que localisé est extrêmement dense (une dizaine d'échantillons sous un bloc couvrant un décimètre carré).

c) *Stations du Nord de la France.*

Les populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) étudiées dans le Nord de la France sont celles du Gris-Nez et de Boulogne-sur-Mer. Au Gris-Nez la station choisie se situe sur de gros blocs de plusieurs mètres cubes sans aucune protection contre la mer. A Boulogne, au contraire, la station est localisée à la base de la jetée de la Crèche qui ferme la rade vers l'Est. L'ensemble portuaire protège le flanc occidental des chantiers tandis qu'une avancée rocheuse en protège le flanc oriental.

La classe de taille maximale est celle de 13 millimètres pour les deux localités, mais elle est plus fréquemment atteinte à Boulogne qu'au Gris-Nez; les classes de plus grande fréquence sont, à Boulogne celle des exemplaires de 7-8 millimètres et au Gris-Nez celles de 5-7 millimètres (Tableau 3). Dans les deux stations, la sculpture des coquilles est du type *rudissima* caractérisé par des côtes nombreuses mais peu marquées et souvent irrégulières.

La croissance annuelle a pu être calculée pour six classes de taille au Gris-Nez, celles de 4 à 9 millimètres, et pour huit classes de taille à Boulogne, celles de 5 à 12 millimètres. Les valeurs obtenues sont, pour la première de ces stations, et respectivement pour chaque classe de taille, 12,8 millimètres, 12,8 millimètres, 12,8 millimètres, 10,4 millimètres, 6,5 millimètres et 3,5 millimètres. Pour la seconde station ces valeurs sont de 19,6 millimètres, 16,4 millimètres, 23,2 millimètres (1), 16,8 millimètres, 15,8 millimètres, 12,2 millimètres, 12,0 millimètres et 12,0 millimètres. Nous retrouvons ici le même résultat que celui observé dans les stations des deux secteurs de la côte Nord de Bretagne. La croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) se fait selon un rythme plus rapide dans les stations abritées que dans les stations battues.

La conclusion des observations faites à Dinard, puis dans la région de Roscoff, se trouve donc vérifiée dans les stations du Nord de la France. Qu'il s'agisse de comparaison entre des points extrêmement différents,

(1) Voir note infrapaginale page 51 et paragraphe D. — Relation entre la maturité sexuelle et la vitesse de croissance, page 58.

comme l'étaient la Pointe du Moulinet et Cancaval, ou de points dont l'opposition est moins importante, comme ceux de Roscoff et de Cléder ou de Boulogne et du Gris-Nez, les résultats sont les mêmes. Le mode battu ne semble pas favorable à la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi). C'est dans les stations protégées que les plus fortes valeurs de la croissance sont notées.

C. — Comparaison de populations vivant sous des climats différents.

Ce sont des populations de Bretagne et du Nord de la France qui seront l'objet de cette comparaison.

Les deux paragraphes précédents ont montré l'influence importante jouée par le niveau cotidal, d'une part, et par l'agitation, d'autre part, sur la croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi). Au moment d'envisager la comparaison de populations vivant sous des climats différents il semble donc plus pratique de traiter séparément les stations abritées et les stations battues ou parcourues par des courants. La digue de la Crèche, à Boulogne-sur-Mer, Cancaval et le chantier protégé de Cléder feront l'objet du premier exposé rapprochant les stations abritées. Le Gris-Nez, la Pointe du Moulinet, à Dinard, et Roscoff-Roc'hIliévec seront comparées dans le second paragraphe traitant des stations de mode battu. Précisons, en outre, que c'est la station de niveau élevé du Moulinet dont les résultats figureront ici. Elle est en effet située au niveau de plus grande abondance de l'espèce, critère qui a présidé au choix de nos chantiers.

a) *Stations abritées.*

Nous étudierons ces stations du Nord au Sud. A Boulogne les valeurs de la croissance s'échelonnent de 19,6 à 12,0 millimètres. A Cancaval ces limites sont de 17,2 et 2,1 millimètres. Enfin, à Cléder Ann'Annec ces valeurs s'intercalent entre 16,0 et 3,7 millimètres. Les valeurs maximales vont en décroissant au fur et à mesure qu'on examine les résultats de stations plus méridionales. Il est aussi possible d'établir quelques rapprochements par classes de taille. Ainsi, pour la classe 7 millimètres nous avons 23,2 millimètres à Boulogne, 17,2 millimètres à Cancaval et 14,6 millimètres à Cléder; pour la classe 8 millimètres nous avons dans le même ordre 16,8 millimètres, 14,5 millimètres et 11,1 millimètres, enfin, pour la classe 9 millimètres nous avons 15,8 millimètres, 14,5 millimètres et 11,6 millimètres.

Deux observations apparaissent à l'examen de ces données. La première concerne la plus forte croissance des populations les plus septentrionales. La seconde porte sur le maintien dans les régions septentrionales d'un fort niveau du taux de croissance tout au long de l'existence des animaux alors que plus au Sud on observe un important ralentissement dû au vieillissement.

b) *Stations exposées.*

Ces stations sont du Nord au Sud, le Gris-Nez, la pointe du Moulinet et Roscoff-Roc'hIliévec. Les valeurs de la croissance notées en ces trois points s'échelonnent entre 12,8 et 3,5 millimètres au Gris-Nez; entre 13

et 8 millimètres à la Pointe du Moulinet et entre 10,3 et 1,8 millimètres à Roscoff. Le rapprochement de ces valeurs ne permet pas de conclure à un étagement des valeurs de la croissance en fonction de la localisation, en latitude, des stations. Il semble que les stations battues soient moins nettement soumises à l'influence climatique que ne le sont les stations de mode abrité.

L'examen successif des valeurs de la croissance, en trois points protégés, puis en trois points exposés du rivage, répartis le long des côtes de la Manche, nous amène à plusieurs notions. Premièrement, il semble que les populations septentrionales aient une croissance plus rapide que les populations moins septentrionales; deuxièmement, cette influence, très sensible dans les endroits protégés, l'est beaucoup moins, aux points battus; troisièmement, le taux élevé de la croissance de la coquille dans les régions septentrionales se maintient très longtemps dans la vie de l'animal, alors que, dans les populations méridionales on constate un ralentissement de vieillissement très important, les catégories de plus grande taille ayant une croissance réduite à quelques millimètres par an. Cette persistance d'un fort taux de croissance chez les spécimens de grande taille est valable en particulier aux points calmes, mais, quoique atténuée, est nette aussi aux points exposés du domaine septentrional.

D. — Relations entre maturité sexuelle et vitesse de croissance de la coquille.

Dans l'étude de la croissance de quatre espèces de *Trochidae* menée précédemment, nous avons rencontré dans la presque totalité des cas une diminution constante de la vitesse de croissance avec l'âge des animaux. Ce ralentissement de vieillissement est si normal qu'il n'a pas paru nécessaire de s'y appesantir. Par contre, à plusieurs reprises, lors de l'étude de la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi), nous avons constaté (et signalé en note infrapaginale) la présence d'une classe de taille pour laquelle existait une vitesse de croissance annuelle nettement plus forte, à la fois que celle de la classe supérieure, ce qui est normal, mais aussi que celle de la classe inférieure, ce qui paraît nécessiter une explication.

Ce sont : à Boulogne, la classe de diamètre 7 millimètres, pour laquelle la croissance est de 23,2 millimètres alors qu'elle n'était que de 16,4 millimètres pour la classe immédiatement inférieure; au Gris-Nez, la classe 6 millimètres dont la croissance est identique à celle de la classe précédente; à Dinard, la classe 5 millimètres dont la croissance s'élève à 13,6 millimètres contre 12,5 à la classe inférieure; à Cancaval la classe 10-11 millimètres, dont la croissance est de 16 millimètres contre 14,5 millimètres à la classe inférieure; enfin, à Cléder, la classe 9 millimètres pour laquelle la croissance est de 11,6 millimètres contre 11,1 millimètres pour la classe immédiatement inférieure.

Les classes de taille pour lesquelles ce phénomène se manifeste sont toutes bien supérieures à la dimension des *Littorina saxatilis* venant de « naître ». Ce ne peut donc être leur passage de la vie en incubation à la vie libre qui provoque cette anomalie de la croissance. Par contre l'examen des animaux a permis de déceler que la classe de taille pour laquelle le ralentissement de la croissance est constaté est celle pour laquelle la maturité sexuelle arrive à son aboutissement; celui-ci étant constaté soit par l'existence d'un pénis bien développé, soit par la présence d'œufs ou de jeunes incubés.

Les auteurs (cf. Historique) ont souvent mis en évidence l'antagonisme existant entre la croissance et les activités sexuelles, qu'il s'agisse des processus amenant les jeunes individus à l'état adulte ou des phénomènes de maturité annuelle. (Il sera plus particulièrement question de ces derniers dans le troisième chapitre consacré au rythme saisonnier de la croissance). Cet antagonisme peut prendre des aspects divers; ainsi, MOORE, constate sur *Littorina littorea* (1937) et sur *Purpura lapillus* (1938) que la croissance est arrêtée lorsque les animaux atteignent la maturité sexuelle et qu'il n'y a plus ensuite qu'un épaississement du bord de l'ouverture de la coquille. Il en va tout autrement dans le cas de *Littorina saxatilis*. La croissance se poursuit chez les animaux adultes selon des vitesses qui diffèrent avec l'âge mais cet accroissement est toujours très net. Les jeunes appartenant aux classes juvéniles, pour lesquels ni développement du pénis, ni présence d'œufs ne peuvent être notés, grandissent fortement; ceux correspondant aux classes de taille pour lesquelles ces deux caractères apparaissent pour la première fois ont un moindre accroissement; les classes de taille immédiatement supérieures ont une croissance en accélération par rapport à la catégorie précédente. Ce n'est que pour les spécimens des classes de taille supérieure qu'intervient le ralentissement dû au vieillissement.

CONCLUSION DU CHAPITRE

L'objet de ce premier chapitre a été l'étude, sur le terrain, de l'accroissement annuel des coquilles de Mollusques. Les animaux étudiés appartenaient tous à des espèces de Gastéropodes Prosobranches de la zone de balancement des marées. Le domaine prospecté s'est étendu à plusieurs points des côtes du Nord de la France, de la Bretagne et du Pays Basque. Il en ressort que quelques éléments climatiques, écologiques et biologiques semblent avoir une influence quantitative sur la croissance; ce sont le niveau cotidal des populations étudiées, le caractère plus ou moins exposé à l'agitation de l'eau, la localisation des stations en latitude, la présence dans le voisinage immédiat de certains éléments biologiques (Phéophycées), enfin, l'apparition de la maturité sexuelle.

1. — *Importance du niveau cotidal.*

L'examen de la croissance de plusieurs populations de *Littorina saxatilis* (OLIVI), d'un même secteur côtier, permet de noter un taux d'autant plus important que les animaux se localisent plus haut dans le domaine intercotidal. Par ailleurs, si l'on compare l'accroissement de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) et celui de *Gibbula cineraria* (LINNÉ) on constate, de même, que la première de ces espèces, qui peuple un niveau plus élevé, a aussi une croissance plus rapide que celle de la seconde.

2. — *Rôle de l'agitation de l'eau.*

La croissance de *Monodonta lineata* (DA COSTA), sur la côte Nord de Bretagne, où ont été faites les expériences à ce sujet, est favorisée dans les endroits protégés. Les taux annuels maximaux observés à Cancaval, point

très calme, sont supérieurs à ceux observés à la Pointe du Moulinet, à Dinard ou à Roscoff, ils ont, de plus, l'avantage de se maintenir plus longtemps dans le cours de la vie de l'animal et permettent donc aux animaux d'atteindre des taille nettement supérieures.

En ce qui concerne *Littorina saxatilis* (Olivi), les animaux des stations protégées, qu'il s'agisse de celles du Finistère, de la région de Dinard ou du Nord de la France, grandissent plus vite que ceux des stations battues. De plus, les effets du caractère plus ou moins septentrional du climat sur la vitesse de croissance se font sentir de façon plus nette dans les stations calmes que dans les stations agitées.

Ces résultats mettant en évidence une action défavorable de l'agitation sont en contradiction avec ceux notés par les auteurs (cf. Historique). Cependant, il semble utile de dissocier les observations concernant des organismes filtrants (Cirripèdes, Lamellibranches) du cas qui nous intéresse ici et qui est celui d'animaux râpant ou grattant. En effet, les mouvements de l'eau ne peuvent que favoriser les animaux qui tirent leur alimentation d'organismes ou de particules en suspension. Il n'en demeure pas moins que le cas des Patelles (Hatton, 1938; Fischer-Piette, 1939 et 1941) ne peut pas être séparé de celui des *Monodonta* et des *Littorina*. Néanmoins une graduation peut être établie; les Patelles (*Patella vulgata* et *Patella aspera*) sont favorisées par les mouvements de l'eau et en particulier par les courants. Les *Monodonta* ne montrent pas de valeurs maximales très différentes en valeur absolue, quelle que soit l'agitation. Il y a surtout dans leur cas une persistance plus prononcée des fortes valeurs juvéniles dans les stations protégées. Enfin *Littorina saxatilis* est nettement défavorisée par l'agitation. Il est intéressant de noter les observations de Coe (1947) qui évoque la possibilité que les tempêtes puissent intervenir sur la croissance de *Tivela stultorum* en réduisant le nombre d'heures consacrées à l'alimentation; un certain degré d'agitation pourrait peut être avoir une action identique sur les espèces qui nous intéressent ici. Selon les espèces, cette action serait plus ou moins nette, d'où les différences observées. De plus les animaux aussi hydrodynamiques que les Patelles seraient probablement moins touchés par les remous ou les courants que les autres Prosobranches.

3. — *Relation avec la latitude des stations.*

Ce titre est en rapport avec le caractère plus ou moins méridional des stations qui, parfois, et c'est le cas de la Manche, s'étagent cependant plus nettement d'Est en Ouest que du Nord au Sud.

Les *Monodonta lineata* (da Costa) de Roscoff atteignent une taille supérieure à celle des exemplaires de Socoa; cependant, après avoir grandi plus rapidement que ceux de la station basque au début de leur vie adulte, ils subissent ensuite un ralentissement qui les mène à un taux extrêmement bas. Ce taux de croissance réduit suffit toutefois aux animaux pour accéder à de fortes tailles. Par contre, à Socoa, se maintient un accroissement plus rapide qui persiste jusqu'à la disparition des animaux. A Dinard, l'étude d'une population, aux individus de taille bien inférieure à celle des deux précédentes, a montré un schéma identique à celui observé à Roscoff, avec une période prolongée de croissance minime, mais nette, précédant la mort des animaux.

Pour *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), après la période de forte croissance du début de la vie adulte, survient un ralentissement, plus tardif et moins brutal dans le Nord que dans le Sud. Les animaux septentrionaux atteignant une grande taille avant que la vitesse de croissance ne soit très faible, ont ainsi de bien plus grandes dimensions que ceux du Pays Basque.

Les *Littorina saxatilis* (OLIVI) des populations septentrionales ont une croissance annuelle supérieure à celle des animaux des stations de climat plus méridional; ceci est très net dans les stations protégées, mais se révèle bien plus atténué dans les stations de mode battu. De plus, ce taux accru se maintient plus longtemps au cours de la vie de l'animal dans le Nord que dans le Sud.

Pour ces trois espèces le résultat final est identique. Les animaux septentrionaux parviennent à des dimensions supérieures. Toutefois les relations entre la latitude des stations et la vitesse de croissance de la coquille ne se présentent pas sous un aspect aussi net, aussi schématique.

Chez *Littorina saxatilis*, il y a, dès le début de l'existence, une croissance supérieure dans le Nord; la persistance de ce taux rapide ne fait que travailler dans le même sens. Chez *Gibbula umbilicalis*, les animaux des stations méridionales ont une croissance plus active au début de leur vie mais le ralentissement prématuré de ce taux, opposé au ralentissement bien plus modéré observé dans les stations septentrionales corrige l'effet de ce démarrage rapide. Enfin, pour *Monodonta lineata*, c'est le phénomène inverse; la croissance, par le biais d'un moindre ralentissement, demeure à un niveau élevé. C'est le seul fait de leur longévité bien plus grande qui permet, par exemple, aux animaux de Roscoff d'atteindre une taille nettement supérieure à celle des animaux de Socoa.

Déjà WEYMOUTH et THOMPSON (1931), puis WEYMOUTH, MACMILLIN et RICH (1931) avaient constaté sur *Cardium corbis* et *Siliqua patula*, pour les populations septentrionales, un cycle identique à celui de *Gibbula umbilicalis* : un démarrage lent, un déclin progressif et une longue vie. Cet aspect est parallèle aux observations de THORSON (1936) au Groenland : « slow growth and long life ». Par contre DEHNEL (1956), qui oppose la croissance de *Mytilus californianus* en Alaska et en Californie, et qui constate que cette dernière station se montre plus favorable, évoque une durée d'immersion différente pour conclure qu'un même poids de matière vivante sécrète une masse coquillière identique dans les deux régions.

Dans le cas de *Monodonta lineata*, on peut considérer que l'action de la latitude est favorable à un rythme plus rapide de formation de la coquille.

4. — *Présence des Phéophycées.*

Les *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) de Bretagne vivent dans le voisinage de champs de Phéophycées, et souvent sur les frondes des algues elles-mêmes. Leur croissance est beaucoup plus forte que celle des animaux de la même espèce du Pays Basque où ces algues, mal représentées, ne jouent aucun rôle bionomique. Il semble que l'aspect florissant des populations septentrionales de cette espèce, de répartition sensiblement méridionale, doive être rattaché à la présence de ces champs d'algues brunes.

5. — *Rapport entre maturité sexuelle et vitesse de croissance.*

Dans le cours de la vie des animaux, la vitesse de croissance, maximale chez les juvéniles, va ensuite en diminuant progressivement jusqu'à leur mort. Toutefois, chez *Littorina saxatilis* (Olivi) ce ralentissement se trouve momentanément interrompu pour les animaux d'une certaine taille. Cette période est celle où l'animal est arrivé à maturité sexuelle. L'élaboration de cette maturité semblerait donc ralentir la croissance. L'aboutissement de ce phénomène physiologique permettrait à la croissance de reprendre un rythme plus rapide. Bien entendu, le ralentissement dû au vieillissement intervient ensuite et suit son cours jusqu'à la disparition des animaux.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA LONGÉVITÉ DE *MONODONTA LINEATA* (DA COSTA), *GIBBULA UMBILICALIS* (DA COSTA), *GIBBULA PENNANTI* (PHILIPPI), *GIBBULA CINERARIA* (LINNÉ) ET *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI)

Sommaire

PRÉLIMINAIRES. — TECHNIQUE.

1° Comparaison de la longévité de *Monodonta lineata* (DA COSTA) en diverses stations bretonnes plus ou moins soumises à la force des courants et à l'agitation.

2° Comparaison de la longévité des animaux des populations bretonnes et des populations basques de *Monodonta lineata* (DA COSTA).

3° Comparaison de la longévité de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) à Wimereux et à Saint-Jean-de-Luz.

4° Comparaison de la longévité de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) sur les côtes bretonnes et sur les côtes basques.

5° Longévité de *Gibbula cineraria* (LINNÉ).

6° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (OLIVI) occupant des niveaux cotidaux différents d'une même localité.

7° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (OLIVI) différemment soumises à l'agitation ou aux courants de marée.

a) Stations du Nord de la France.

b) Stations du Finistère.

8° Relation entre la longévité de *Littorina saxatilis* (OLIVI) et la latitude des stations.

9° Longévité de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Dinard et à Cancaval.

CONCLUSION DU CHAPITRE.

Préliminaires

Les valeurs de l'accroissement annuel de la coquille, qui ont été établies précédemment pour un certain nombre de populations des espèces choisies pour ce travail, permettent de tenter une reconstitution de la formation de la coquille parallèlement à l'âge des individus et une évaluation de la longévité moyenne des animaux de ces populations. Avant de donner la technique utilisée nous rappellerons les opérations réalisées précédemment.

Opérations antérieures

Rappelons tout d'abord que l'estimation de l'accroissement des spécimens n'a pas été faite d'après l'augmentation de la longueur ou du diamètre des échantillons, ainsi que l'avaient fait d'autres auteurs. C'est la longueur de coquille néo-formée, pour chaque période d'expérience, qui a été mesurée. Les opérations successives ont consisté à passer des valeurs, périodiques et individuelles, à des valeurs, périodiques et moyennes pour chaque classe de taille, puis, de ces valeurs périodiques, à des valeurs annuelles de la croissance de la coquille; celles-ci concernant toujours une classe de taille précise, d'une population de l'espèce étudiée, en une station donnée.

Technique

Nous avons établi pour chaque population quel peut être, en un an, l'accroissement du bord de l'ouverture d'une coquille, de tel ou tel diamètre; les valeurs obtenues doivent nous permettre, en les reportant, de proche en proche, sur une coquille, à l'emplacement de diamètre correspondant, d'évaluer l'âge de celle-ci. C'est le principe qui est à la base de l'établissement de la longévité des animaux et aussi de la détermination des dimensions qui sont les leurs après tant ou tant d'années d'existence.

Pour le dernier tour de spire de la coquille le report est facile à opérer, il se fait le long de la ligne de plus grand diamètre, ligne sur laquelle les mensurations ont été prises. Pour les tours suivants nous avons bénéficié ici du fait que dans toutes les espèces considérées la ligne suturale correspond à la ligne de plus grand diamètre. En réalité le point de tangence des tours n'est pas sur cette ligne; s'il l'était les coquilles auraient l'allure de Planorbes. Il est légèrement en dessous de cette ligne. Mais, en raison de l'épaisseur de la coquille, la ligne de suture se trouve déportée plus haut et coïncide avec la ligne de plus grand diamètre du tour immédiatement supérieur, ce qui a pu être vérifié sur des coquilles sciées (planche I).

Pratiquement, la ligne équatoriale-spirale de la coquille a été relevée par photographie de la face apicale d'échantillons de chacune des populations étudiées (planches II à VI). Ce cliché nous a fourni le tracé de la ligne le long de laquelle nos mesures de croissance ont — en fait — été effectuées. Cette ligne a été relevée sur calque. Les points, correspondant aux diamètres-limites de chacune des classes de taille successives, ont pu être repérés. Une règle métallique souple a été étalonnée à l'échelle de reproduction des clichés. Son utilisation a permis de mesurer la longueur de la partie coquillière séparant deux diamètres successifs. Connaissant ainsi la longueur de coquille correspondant à une classe de taille et le taux annuel de croissance de cette classe, il a été possible de connaître la durée nécessaire à la sécrétion de cette bande de coquille.

Ces diverses opérations se traduisent par l'établissement, pour chacune des populations, d'un tableau regroupant les éléments nécessaires aux calculs et les résultats finaux. Ces tableaux comportent six colonnes verticales. *Dans la première* se trouve l'indication des classes de taille. *Dans la seconde colonne* se succèdent, en face de chacune des classes de taille, l'indication des limites de taille minimale et maximale de cette classe de taille.

Dans la troisième colonne figure, en regard de l'indication de chaque classe de taille et des limites de celle-ci, la valeur mesurée sur l'échantillon, pris pour type (échantillon figuré dans les planches *in fine*), de la longueur du segment de spire figurant la ligne équatoriale ou la ligne suturale (selon que l'on a affaire au tour externe ou à un tour interne de la coquille), dans l'intervalle des limites de la classe de taille en question. C'est-à-dire, par exemple, la longueur de spire joignant les points de diamètre 9 millimètres et de diamètre 10 millimètres (ceci pour la classe 9 millimètres) aisément repérables sur le calque de la photographie. *Dans la quatrième colonne* est reportée l'indication de la valeur annuelle de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille correspondant à cette classe; c'est en somme, la vitesse en millimètres par an, à laquelle se développe cette ligne équatoriale. *La cinquième colonne* n'est que le rapport de la longueur (colonne 3) à la vitesse (colonne 4) et nous indique la durée nécessaire à la formation de la coquille dans l'intervalle des deux diamètres considérés; c'est-à-dire le temps mis par l'animal pour accroître le diamètre de sa coquille de un millimètre. La durée de la vie de l'animal est le total des durées successives, comme la coquille est le total de tous ces segments juxtaposés. Ce total a été effectué au fur et à mesure *dans la sixième colonne* de façon sommairement arrondie. L'évaluation de l'âge de l'animal, *à la fin de chaque classe considérée* a été portée dans cette dernière colonne en face des classes de taille pour lesquelles une valeur arrondie était possible. Afin de les rendre plus expressifs, ces résultats ont été reportés sur les calques des coquilles dans les légendes des planches II à VI.

Ces valeurs de la longévité sont établies à partir d'évaluations successives : croissance périodique moyenne, croissance annuelle moyenne, durée moyenne du passage d'une classe de taille à la suivante. Du fait de la succession de ces opérations et des imprécisions qu'elles entraînent, les résultats ne représentent qu'un ordre de grandeur. Outre leur imprécision, ces valeurs ne sont applicables, aux espèces en question, que dans les stations citées et pour les années considérées. De quelques essais, antérieurs et postérieurs, en des saisons variées, il semble qu'en fait les variations de la vitesse de

croissance soient de faible amplitude d'une année sur l'autre, ce qui autorise les calculs de longévité faits ici. Par contre, d'une population sur l'autre, les résultats obtenus indiquent que d'assez fortes différences sont possibles. Ces différences ont pu être imputées à divers caractères locaux ou régionaux du milieu. Mais l'inventaire des effets des éléments physico-chimiques ou biologiques sur la croissance est loin d'être complet. Les effets de certains éléments doivent au surplus pouvoir s'annuler ou s'additionner. Ainsi, l'application à d'autres populations des résultats figurant dans les prochains paragraphes devra-t-elle être faite avec prudence.

La longévité et les relations entre l'âge des individus et leurs dimensions seront successivement examinées en ce qui concerne *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi), *Gibbula cineraria* (Linné) et *Littorina saxatilis* (Olivi). Pour chaque espèce, seront donnés, le tableau de mesures et de données, dont il vient d'être question, ainsi que les commentaires suggérés par la comparaison des différentes populations d'une même espèce selon les conditions locales. Les rapports entre la vitesse de la croissance et la longévité seront également recherchés.

1° Comparaison de la longévité de *Monodonta lineata* (da Costa) en diverses stations bretonnes plus ou moins soumises à la force des courants ou à l'agitation.

Les trois populations de *Monodonta lineata* (da Costa) comparées ici sont celles de Cancaval et de la Pointe du Moulinet, dans la région de Dinard, d'une part, et celle de Roscoff, d'autre part. Nous rapprocherons tout d'abord les résultats des deux premières, que ne séparent que quelques kilomètres, et inclurons ensuite les résultats de la troisième station, plus lointaine.

La comparaison des tableaux de données de Cancaval, station extrêmement protégée, et de la station du Moulinet, que lèchent de forts courants de marée, met en lumière de grosses dissemblances (Tableaux 4 et 5). Celles-ci sont tout d'abord la conséquence des dimensions des spécimens. La classe de taille 14 millimètres pour laquelle les animaux apparaissent à l'observateur, à Cancaval, est celle où débute la disparition de ceux de Dinard. A cette taille, les animaux de la station battue ont entre cinq et six ans, ceux de Cancaval n'en ont que deux (cette valeur tient compte de quelques données discontinues, recueillies sur des animaux voisins du chantier lui-même et destinés à en assurer le peuplement; ces données concernent les classes de taille 6 à 14 millimètres, elles établissent pour ces animaux un taux de croissance supérieur d'une moitié à celui des échantillons de 14 millimètres). Au-delà, à Cancaval, la croissance se poursuit sur un rythme énorme, 21 millimètres par an pour les classes 14 à 19, tandis que, au Moulinet, les animaux de 14, 15 et 16 millimètres s'accroissent respectivement de 4,1 millimètres, 3,1 millimètres et 2,5 millimètres. Les animaux de 16 millimètres ont ainsi dix ans dans cette dernière localité alors qu'il n'a fallu que trois ans à ceux de Cancaval pour atteindre cette taille. Celle-ci n'est d'ailleurs guère dépassée au Moulinet; mais, devant le

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 9	40,0		2 ans	2 ans
9	9 à 9,9	6,0	20,0	3 mois ½	
10	10 à 10,9	7,5	17,0	5 mois	
11	11 à 11,9	7,5	13,3	6 mois	3 ans
12	12 à 12,9	8,0	10,0	9 mois	
13	13 à 13,9	8,0	6,2	1 an 4 mois	5 ans ½
14	14 à 14,9	8,0	4,1	2 ans	7 ans ½
15	15 à 15,9	7,0	3,1	2 ans	9 ans ½
16	16 à 16,9	non achevé	2,5		

TABLEAU 4. — Age, aux différentes tailles, de *Monodonta lineata* (DA COSTA) à Dinard, Pointe du Moulinet.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 14	80,0	35,0	2 ans	2 ans
14-19	14 à 19,9	34,0	21,0	1 an ½	3 ans ½
20-21	20 à 21,9	18,0	10,2	2 ans	5 ans ½
22-23	22 à 23,9	22,0	6,7	3 ans	8 ans ½
24-25	24 à 25,9	24,0	4,3	5 ans ½	14 ans
26-27	26 à 27,9	non achevé	légèrement inférieure	5 ans	19 ans
28-29	28 à 29,9		presque nulle		

TABLEAU 5. — Age, aux différentes tailles, de *Monodonta lineata* (DA COSTA) à Cancaval.

grand ralentissement de la croissance, il est prudent d'admettre que certains exemplaires puissent dépasser ce chiffre d'une ou deux années. Par contre, à Cancaval, bien que le rythme se réduise aussi dans de fortes proportions, la croissance se maintient à un taux suffisant pour permettre aux animaux d'aboutir à de très fortes tailles. Entre leur sixième et leur neuvième année ils passent de 22 millimètres à 24 millimètres, entre leur dixième et quinzième année ils passent de 24 millimètres à 26 millimètres. Au-delà, les données recueillies sont plus rares, elles concernent des animaux exceptionnels, elles permettent toutefois de supposer que les individus de 29 ou 30 millimètres pourraient avoir une vingtaine d'années.

De la comparaison de ces deux populations, on peut conclure que l'ensemble des conditions réalisées en milieu abrité provoque, à la fois,

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 10	50,0		1 an 8 mois	
10	10 à 10,9	6,0	30,0	2 mois ½	
11	11 à 11,9	6,0	30,0	2 mois ½	2 ans
12	12 à 12,9	5,0	30,0	2 mois	
13	13 à 13,9	5,0	30,0	2 mois	
14	14 à 14,9	7,0	23,4	3 mois ½	
15	15 à 15,9	8,0	18,9	5 mois	3 ans
16	16 à 16,9	7,0	14,3	6 mois	
17	17 à 17,9	7,0	10,9	8 mois	4 ans
18	18 à 18,9	11,0	9,4	1 an 2 mois	5 ans ½
19	19 à 19,9	11,0	6,4	2 ans	7 ans ½
20	20 à 20,9	non achevé	4,0	2 ans ½	10 ans
21	21 à 21,9		3,0		

TABLEAU 6. — Age, aux différentes tailles, de *Monodonta lineata* (DA COSTA) à Roscoff, Roc'h Iliévec.

une plus grande activité de croissance, et, une plus grande longévité. La taille géante atteinte par les spécimens de Cancaval est, à la fois, une conséquence de cette forte longévité et de cette croissance importante.

La troisième population de *Monodonta lineata* (DA COSTA) étudiée est celle de Roscoff (Tableau 6). Elle atteint, à deux ans, un diamètre de 12 millimètres (contre 9 millimètres et 14 millimètres pour les stations de la région de Dinard); à 3 ans, elle a 16 millimètres de diamètre (contre 12 et 18); à 4 ans, elle a 18 millimètres. Son diamètre s'accroît ensuite de un millimètre par an, puis d'un millimètre tous les deux ans. Elle mesure ainsi, à six ans, 19 millimètres (contre 14 et 22 millimètres dans les autres localités) puis, à huit ans, 20 millimètres (contre 15 et 23 millimètres) et, à plus de dix ans elle atteint 21 millimètres. Cet âge et cette taille ne sont pas ses maxima mais ne sont pas couramment dépassés.

Les diamètres successifs, pour les divers âges, prennent régulièrement une position intermédiaire entre ceux donnés pour les deux stations précédemment étudiées. L'âge maximum, tout en étant plus voisin de la station du Moulinet, se situe aussi entre les deux valeurs obtenues dans la région de Dinard. Si l'on se rapporte aux conditions écologiques de la station roscovite, elles aussi intermédiaires, mais plus proches de celles de la Pointe du Moulinet que de celles de Cancaval, on peut considérer que l'hypothèse selon laquelle *Monodonta lineata* (DA COSTA) bénéficie, dans les stations protégées, d'un accroissement accéléré et d'une plus grande longévité se trouve confirmée par l'examen de cette troisième localité.

De l'étude de la croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) dans trois stations diversement exposées, il ressort que la longévité est d'autant plus grande, dans cette espèce, que l'agitation et les courants de marée sont plus modérés. Cette observation est en accord avec les faits

notés dans la même région, sur *Patella vulgata* Linné, par E. Fischer-Piette. En effet cet auteur observait que les animaux d'un point normalement agité de la mer ouverte avaient une longévité de seize ans tandis que ceux de la Pointe de Cancaval, soumis à de forts courants de marée ne dépassaient pas cinq années (les animaux des deux stations culminent à une taille identique d'environ 25 millimètres). Les valeurs obtenues ici pour *Monodonta lineata*, tout en étant du même ordre de grandeur sont toutefois nettement supérieures à celles notées pour *Patella vulgata* puisqu'elles s'échelonnent de 10 à 20 ans contre 5 à 16 ans.

2° Comparaison de la longévité des animaux, des populations bretonnes et des populations basques de *Monodonta lineata* (da Costa)

D'après les observations réalisées, les animaux de Socoa ne semblent pas dépasser l'âge de cinq ans (Tableau 7); or, dans les stations bretonnes que nous venons d'examiner, nous avons noté des âges voisins du double (Dinard, à la Pointe du Moulinet et Roscoff, à Roc'hIliévec), voire du triple (Cancaval). Il est évident que la forte agitation qui règne le plus souvent sur la côte basque doit être mise en cause au premier chef; les violents coups de mer doivent décimer les populations. Si l'on précise que les stations de *Monodonta lineata* (da Costa) de cette région, subissent périodiquement de très fortes diminutions de densité, voire de presque disparition temporaire, la présomption s'accentue d'autant plus. Mais, ainsi que l'étude de la vitesse annuelle de la croissance nous en a déjà donné l'impression, il semble que toute l'explication ne réside pas dans ce phénomène. En effet, ayant suivi, pour le présent travail, des populations précises pendant plus d'une année, et, ayant pu les voir péricliter, il n'est pas apparu que les animaux de forte

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 12	55,0		2 ans	2 ans
12	12 à 12,9	6,0	26,0	3 mois	
13	13 à 13,9	7,0	24,0	3 mois ½	
14	14 à 14,9	7,0	22,0	3 mois	
15	15 à 15,9	7,0	20,5	3 mois	3 ans
16	16 à 16,9	7,0	17,0	2 mois ½	
17	17 à 17,9	9,0	15,0	7 mois	4 ans
18	18 à 18,9	9,0	15,0	7 mois	4 ans ½
19	19 à 19,9	non achevé	15,0		

Tableau 7. — Age, aux différentes tailles, de *Monodonta lineata* (da Costa) à Socoa.

taille aient disparu plus vite que les autres. De plus, les dimensions atteintes à Socoa sont voisines de celles observées à Roscoff et supérieures à celles de la population de Dinard; ce qui ne semble pas correspondre à une population dont les animaux sera ent éliminés avant d'avoir atteint les grandes tailles. Enfin, il faut noter le rythme très modéré selon lequel se réalise le ralentissement de la croissance lié au vieillissement, 30 millimètres, 23,4 millimètres, 18,9 millimètres, 14,3 millimètres et 10,9 millimètres étaient les valeurs observées à Roscoff, soit des écarts supérieurs à 4 millimètres entre les classes successives. A l'opposé, 26 millimètres, 24 millimètres, 22 millimètres, 20,5 millimètres, 17,0 millimètres et 15 millimètres sont les

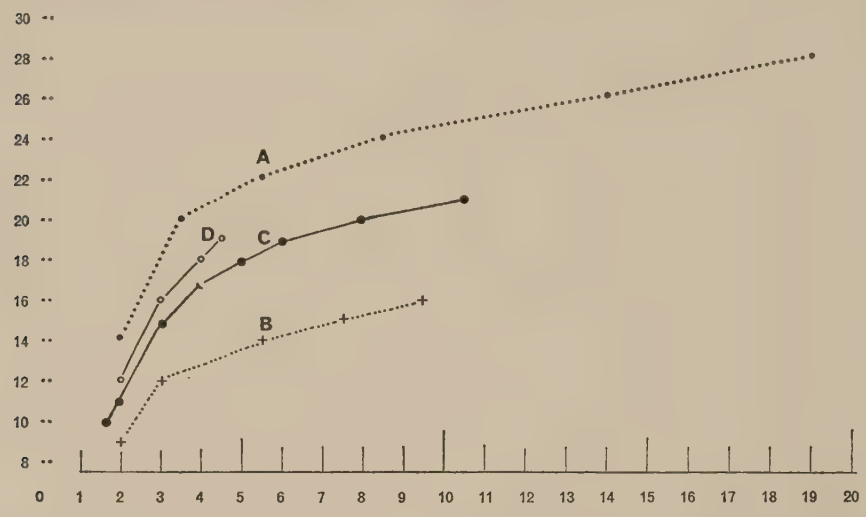


Fig. 12. — Relation entre l'âge et la taille chez *Monodonta lineata* (da Costa). Stations de Cancaval, Rance (A), Dinard, Pointe du Moulinet (B), Roscoff, Roc'h Iliévec (C) et Socoa (D). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

valeurs pour Socoa, soit des écarts de l'ordre de 2 millimètres (fig. 12). Il semble que la faible longévité, observée à Socoa, doive donc être rapprochée, non seulement de la forte agitation destructrice, mais aussi, d'autres éléments, probablement climatiques, qui seraient à l'origine de la persistance d'une forte vitesse de croissance jusqu'à la disparition des animaux. Il semble par contre peu probable que les *Monodonta lineata* (da Costa) observés à Socoa ne soient que les représentants, juvéniles ou adultes-jeunes, de populations dont les individus de plus grande taille auraient été éliminés par les coups de mer, hypothèse que la disparition des animaux à une taille où ils ont encore une très forte croissance rendait pourtant séduisante (1). Ainsi, deux éléments s'associent, au Pays Basque, pour raccourcir la durée de la vie des animaux; d'une part, l'agitation dont nous avons vu l'effet

(1) North (1954) constatant les tailles différentes atteintes par les animaux de diverses populations de *Littorina planaxis* et *Littorina scutulata* réalise une série d'essais qui mettent en évidence de façon extrêmement nette la moindre résistance à l'arrachement des individus des plus grandes tailles. Il explique ainsi la possibilité qu'ont les animaux des points calmes d'atteindre une taille supérieure.

(biologique et non uniquement physique) en Bretagne, déjà, d'autre part, le climat plus méridional. Le résultat de cette double influence pourrait être une population aux individus de petite taille; il n'en est pas ainsi, en effet, la persistance d'une forte vitesse de croissance, tout au long de la vie des animaux, jusqu'à leur disparition, compense cette double action. Ce fort taux d'accroissement chez les animaux de la plus grande classe de taille est un phénomène qui semble peu fréquent, au moins dans les groupes qu'aborde cette étude.

3° Comparaison de la longévité de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) à Wimereux et à Saint-Jean-de-Luz.

Nous avons vu précédemment qu'il n'y avait pas de différence notable entre les vitesses de croissance repectives des classes de taille extrêmes de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) de Wimereux et de Saint-Jean-de-Luz. Par contre, l'évolution entre ces limites n'était pas la même. Les échantillons de Wimereux étant plus grands, le nombre des classes, et de ce fait, le nombre des valeurs intermédiaires était aussi plus important dans la station septentrionale. Ceci se traduisait par l'existence de fortes valeurs d'accroissement pour les animaux de taille déjà relativement grande. Les résultats obtenus pour la longévité ne font que compléter ces données (Tableaux 8 et 9). Les animaux acquièrent un diamètre de 12 millimètres en trois ans à Saint-Jean-de-Luz comme à Wimereux, mais, au-delà, un décallage va apparaître puis aller en augmentant. A quatre ans, les exemplaires basques ont 13 millimètres, alors que ceux du Pas-de-Calais en ont quatorze; à cinq ans, pour la première localité, le diamètre est de 13,5 millimètres, il est déjà de 15 millimètres dans la seconde; à six ans on a respectivement 14 et 16 millimètres. Cet âge ne semble guère dépassé à Saint-Jean-de-Luz tandis que, pour-

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 9	40,0		2 ans	2 ans
9	9 à 9,9	6,0	26,0	3 mois	
10	10 à 10,9	6,0	24,0	3 mois	
11	11 à 11,9	9,0	18,9	6 mois	3 ans
12	12 à 12,9	12,0	10,3	1 an 2 mois	4 ans
13	13 à 13,9	10,0	5,1	2 ans	6 ans
14	14 à 14,9	non achevé			

Tableau 8. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) à Saint-Jean-de-Luz

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 10	55,0		2 ans ½	2 ans ½
10	10 à 10,9	7,0	22,0	4 mois	
11	11 à 11,9	7,0	22,0	4 mois	3 ans
12	12 à 12,9	8,0	21,4	4 mois	
13	13 à 13,9	10,0	22,2	6 mois	4 ans
14	14 à 14,9	10,0	15,8	8 mois	
15	15 à 15,9	13,0	15,6	10 mois	5 ans ½
16	16 à 16,9	11,0	4,6	3 ans	8 ans ½
17	17 à 17,9	non achevé	3,4		

TABLEAU 9. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) à Wimereux.

suivant leur vie et leur croissance, les animaux de Wimereux atteignent 17 millimètres entre huit et neuf ans.

L'influence plus septentrionale du climat de Wimereux semble avoir pour résultat, en ce qui concerne *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), outre une diminution moins rapide de la vitesse de croissance, une plus grande longévité; ces deux avantages se combinant pour donner aux animaux la possibilité d'accéder à des dimensions supérieures. Mais, pour cette espèce, nous bénéficions des données obtenues par WILLIAMS (1964) sur les côtes du Pays de Galles. Selon cet auteur, les animaux atteignent un diamètre de 12,5 à 13,5 millimètres à deux ans et ont au moins 13,5 millimètres à trois ans. Ces tailles sont, à âge égal, supérieures à celles notées à Wimereux. Ces résultats obtenus dans une station plus septentrionale s'inscrivent bien dans la ligne des conclusions tirées des observations faites à Wimereux et Saint-Jean-de-Luz, concluant à une plus grande taille, à âge égal, des animaux septentrionaux.

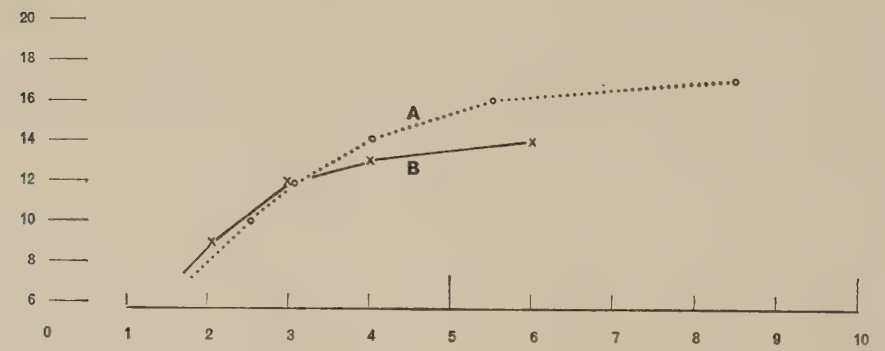


FIG. 13. — Relation entre l'âge et la taille chez *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA). Stations de Wimereux (A) et de Saint-Jean-de-Luz (B). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

4° Comparaison de la longévité de *Gibbula pennanti* (Philippi) sur les côtes bretonnes et sur les côtes basques.

Dans le chapitre consacré à l'étude de la vitesse de croissance, une nette opposition s'était révélée entre les stations bretonnes et les stations basques de *Gibbula pennanti* (Philippi); les premières étant caractérisées par un taux de croissance annuelle anormalement élevé. L'examen de la longévité des individus des mêmes populations sera fait selon un plan guidé par cette observation. Les populations bretonnes puis les populations basques étant traitées successivement puis comparées.

Les animaux de Dinard ont besoin de deux ans pour atteindre un diamètre de 11 millimètres; au même âge ceux des populations finistériennes

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 9	50,0		1 an ½	
9	9 à 9,9	8,0	36,0	2 mois ½	
10	10 à 10,9	8,0	32,0	3 mois	2 ans
11	11 à 11,9	10,0	21,8	6 mois	
12	12 à 12,9	7,0	18,4	4 mois ½	3 ans
13	13 à 13,9	7,0	15,9	5 mois	3 ans ½

Tableau 10. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula pennanti* (Philippi) à Dinard, Saint-Enogat, Les Vidés.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 11	57,0		1 an ½	
11	11 à 11,9	7,0	34,0	2 mois ½	
12	12 à 12,9	8,0	28,6	3 mois ½	2 ans
13	13 à 13,9	10,0	17,6	7 mois	
14	14 à 14,9	11,0	6,1	2 ans	4 ans ½
15	15 à 15,9	8,0 non achevé			

Tableau 11. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula pennanti* (Phillipi) à Cléder, Ann'Annec.

ont déjà 13 millimètres (Tableaux 10 et 11). A trois ans les coquilles de Dinard atteignent 13 millimètres cependant que celles de Cléder-Ann'Annec en ont 14,5. Les animaux de Dinard ne semblent guère dépasser quatre ans, ceux de Cléder vivraient une année de plus. Ces différences sont nettes; elles ne sont pas très importantes.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	Jusqu'à 10	60,0	entre 18 et 20	3 ans	3 ans
10	10 à 10,9	9,0	10,7	11 mois	4 ans
11	11 à 11,9	9,0	7,7	1 an 2 mois	5 ans
12	12 à 12,9	9,0	entre 5 et 6	1 an ½	6 ans ½

TABLEAU 12. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) à Socoa.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	j'usqu'à 10	65,0	20,0	3 ans	3 ans
10	10 à 10,9	9,0	12,9	9 mois	
11	11 à 11,9	8,0	11,0	8 mois	4 ans ½
12	12 à 12,9	non achevé	8,0	1 an	5 ans ½

TABLEAU 13. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) Saint-Jean-de-Luz.

Sur la côte basque, d'après les données fournies par quelques échantillons de diamètre inférieur à 10 millimètres, les animaux de trois ans auraient 10 millimètres, aussi bien à Socoa qu'à Saint-Jean-de-Luz (Tableaux 12 et 13). A Socoa, le diamètre s'accroît ensuite de un millimètre par an; soit un diamètre de 11 millimètres à quatre ans, de 12 millimètres à cinq ans. Au-delà un ralentissement se produit, ce n'est qu'à plus de six ans et demi que le diamètre 13 millimètres est atteint. Les animaux ne dépasseraient guère l'âge de sept ans. A Saint-Jean-de-Luz, la croissance est légèrement plus rapide; les animaux auraient un diamètre de 13 millimètres en moins de six ans. Les différences enregistrées entre les deux stations basques sont du même ordre que celles qui avaient été notées entre les stations bretonnes. Il reste à comparer les résultats obtenus dans les deux domaines géographiques.

Nous ne retrouvons pas ici, entre les stations bretonnes et les stations basques, une opposition aussi catégorique que celle observée au sujet de la

vitesse de croissance. En effet, il n'y a pas plus de différence, entre les résultats de Cléder-Ann'Annec et ceux de Saint-Jean-de-Luz, qu'il n'y en avait, entre ceux de Saint-Jean-de-Luz et de Socoa, d'une part, et entre ceux de Cléder et de Dinard, d'autre part (fig. 14). Toutefois, les populations bretonnes, dont nous avions constaté la plus forte vitesse de croissance, ont en commun une longévité inférieure à celle des populations basques à croissance ralentie. Ainsi, la longévité accrue tendrait à équilibrer la déficience de l'accroissement. Cependant, cette plus grande longévité des animaux basques est insuffisante pour compenser leur moindre croissance annuelle; ils n'atteignent pas d'aussi grandes dimensions que les animaux bretons. Cette constatation vient à l'appui de l'observation formulée précédemment opposant la faible différence qui sépare les longévités réciproques des deux groupes de populations au net contraste des vitesses de croissance. La plus grande longévité des exemplaires du Pays Basque tout en œuvrant pour corriger le déficit de la croissance n'est pas suffisamment marquée pour que les deux groupes de populations atteignent des dimensions équivalentes.

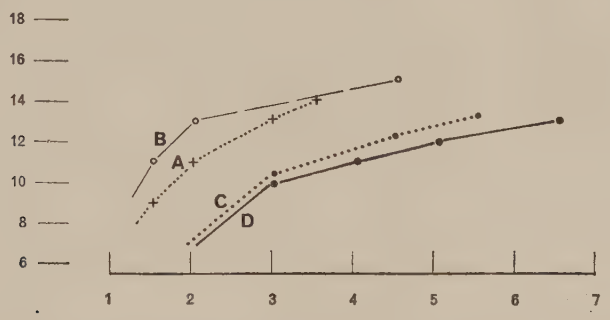


Fig. 14. — Relation entre l'âge et la taille chez *Gibbula pennanti* (Philippi). Stations de Dinard (A), Cléder (B), Saint-Jean-de-Luz (C) et Socoa (D). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

Les observations de E. Fischer-Piette (1941) sur les Patelles vivant au voisinage immédiat des *Fucus* avaient abouti à un résultat analogue au nôtre quant au rythme plus rapide de l'accroissement de la coquille chez de telles populations. Mais le parallélisme ne va pas au-delà. A cette vitesse accrue s'associe chez *Patella* une plus forte longévité. Il n'en va pas de même ici, puisque, malgré une forte atténuation des dissemblances observées selon que les animaux sont ou non à proximité des Fucacées, il n'en demeure pas moins que la longévité varie dans le sens opposé à celui où évolue la vitesse de croissance. Il faut remarquer que dans le cas des Patelles, il s'agit seulement de différences locales et d'animaux vivant dans le voisinage des Fucacées, tandis que dans celui des *Gibbula pennanti* il s'agit de différences entre populations plus éloignées et d'animaux vivant sur les Fucacées elles-mêmes.

La croissance accélérée des *Gibbula pennanti* (Philippi) de Bretagne avait été mise en rapport avec le voisinage et le grand développement des prairies de Phéophycées. Il semble que la faible longévité de ces animaux doive plutôt être considérée comme une conséquence de cette accélération de la croissance, accélération qui, traduisant une physiologie plus active est à l'origine d'une usure plus précoce.

5° Longévité de *Gibbula cineraria* (Linné)

Gibbula cineraria (Linné) n'a fait l'objet d'observations que dans la région de Dinard, plus précisément à la Pointe des Vidés, à Saint-Enogat. Les animaux atteignent un diamètre de 11 millimètres à cinq ans, puis 12 millimètres à six ans, 13 millimètres à huit ans. Ils disparaissent ayant une dizaine d'années sans que leur diamètre dépasse 14 millimètres (Tableau 14).

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 8	40,0		2 ans ½	2 ans ½
8	8 à 8,9	8,0	14,0	7 mois	
9	9 à 9,9	9,0	11,9	9 mois	4 ans
10	10 à 10,9	10,0	8,9	14 mois	5 ans
11	11 à 11,9	11,0	9,0	14 mois	6 ans
12	12 à 12,9	11,0	5,0	2 ans	8 ans
13	13 à 13,9	non achevé	5,0	2 ans	10 ans

Tableau 14. — Age, aux différentes tailles, de *Gibbula cineraria* (Linné) à Dinard, Saint-Enogat, Les Vidés.

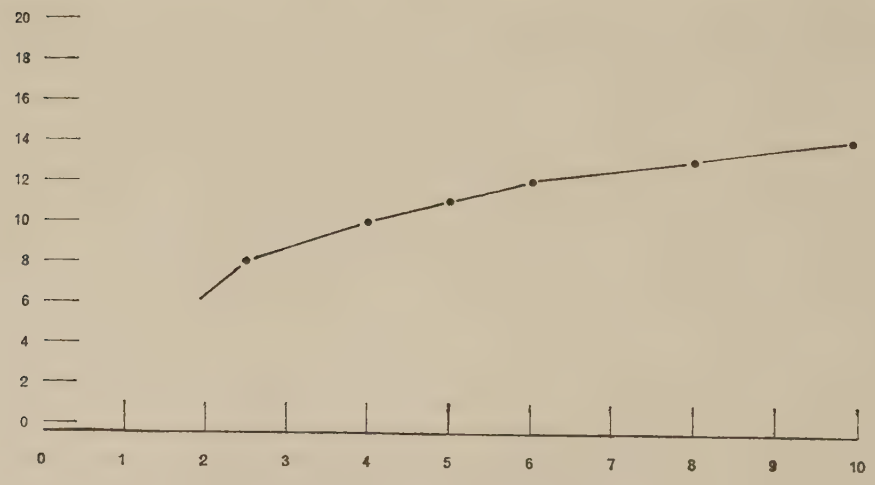


Fig. 15. — Relation entre l'âge et la taille chez *Gibbula cineraria* (Linné) à Dinard. En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

Ces valeurs sont à rapprocher de celles notées pour *Gibbula umbilicalis* (da Costa) dans le Nord de la France; si la longévité observée dans les deux populations est identique, il n'en est pas de même pour les dimensions des échantillons car les *Gibbula umbilicalis* de Wimereux sont de grande taille. Par contre, aussi bien les *Gibbula umbilicalis* du Pays Basque que les *Gibbula pennanti* de toutes les stations examinées ont une longévité bien moindre. L'hypothèse ébauchée au sujet du taux annuel d'accroissement des animaux de ce groupe de populations peut être adaptée à cette nouvelle série de remarques. Les populations de *Gibbula pennanti* (Philippi) auraient leur activité physiologique accrue au Pays Basque, par les conditions climatiques, en Bretagne, par le bénéfice tiré de la présence des Phéophycées. Par contre, *Gibbula cineraria* (Linné), dans la population bretonne où elle a été suivie, ne bénéficiant ni d'un climat méridional, ni du voisinage des champs d'algues brunes, se trouverait dans les conditions d'une vie à rythme lent, auquel correspondrait une vie prolongée.

6° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) occupant des niveaux cotidaux différents d'une même localité.

La connaissance de l'accroissement annuel de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi), en trois stations voisines, mais de niveau cotidal différent, dans la région de Dinard, permet de rechercher l'influence de cette situation sur la longévité des animaux. Les deux stations les plus voisines sont toutes deux localisées au Moulinet, à quelques dizaines de mètres de distance. Les classes de taille de plus grande fréquence sont, pour les deux populations, celles de 4 et 5 millimètres. Les tailles maximales observées sont légèrement moins fortes au niveau élevé, où elles n'atteignent pas couramment 8 millimètres, qu'au niveau moyen, où cette taille est dépassée. A ces tailles maximales, approximativement équivalentes, correspondent des âges très

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 4	20,0			2 ans 3 mois
4	4 à 4,9	6,5	8,8	9 mois	3 ans
5	5 à 5,9	5,5	5,1	1 an	4 ans
6	6 à 6,9	4,5	4,4	1 an	5 ans
7	7 à 7,9	5	4,6	1 an	6 ans
8	8 à 8,9	non achevé			(7 ans)

Tableau 15. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (Olivi) à Dinard, Pointe du Moulinet, niveau moyen.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 3	15,0			1 an
3	3 à 3,9	5,0	13,0	5 mois	
4	4 à 4,9	4,0	13,0	4 mois	
5	5 à 5,9	4,0	9,6	5 mois	2 ans
6	6 à 6,9	4,5	8,0	7 mois	3 ans
7	7 à 7,9	5,0 non achevé	plus faible	1 an	4 ans

TABLEAU 16. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Dinard, Pointe du Moulinet, niveau élevé.

différents (Tableaux 15 et 16). Les animaux du niveau élevé ont 8 millimètres au bout de quatre années, alors que ceux du niveau moyen mettent six ans pour acquérir cette dimension. Celle-ci n'étant d'ailleurs pas la taille maximale des animaux de cette population, il est probable que certains individus dépassent cet âge et atteignent sept ans. La troisième station, celle de Saint-Enogat, se situe à un niveau supérieur aux deux précédentes. Comme il fallait s'y attendre, la longévité y est légèrement inférieure, soit, trois ans et demi ou quatre ans (Tableau 17).

Ainsi la comparaison de trois chantiers de *Littorina saxatilis* (OLIVI) amène à conclure à une relation entre la longévité des mollusques et leur localisation cotidale. Pour *Littorina saxatilis* (OLIVI) les animaux sembleraient bénéficier d'une longévité, d'autant plus grande, qu'ils sont situés plus bas dans le domaine intercotidal. Cette observation est un corollaire de celle

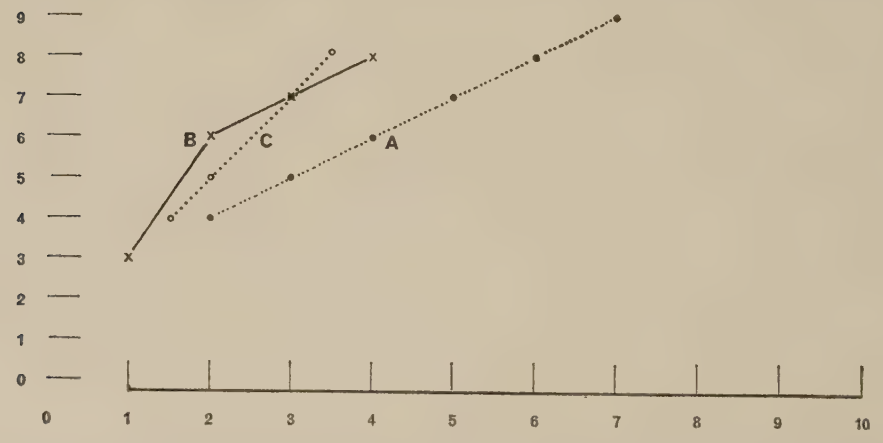


FIG. 16. — Relation entre l'âge et la taille chez *Littorina saxatilis* (OLIVI). Stations de Dinard, Pointe du Moulinet, niveau moyen (A) et niveau élevé (B) et Saint-Enogat, niveau supérieur (C). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

notée pour la vitesse de croissance qui est au contraire d'autant plus grande, pour cette espèce, que les animaux sont localisés plus haut.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 4	20,0			1 an ½
4	4 à 4,9	6,0	12,5	6 mois	2 ans
5	5 à 5,9	5,5	13,6	5 mois	
6	6 à 6,9	4,5	11,5	4 mois ½	3 ans
7	7 à 7,9	5,0	7,7	8 mois	3 ans ½

TABLEAU 17. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Dinard, Saint-Enogat, Les Vidés, niveau supérieur.

7° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (OLIVI) différemment soumises à l'agitation ou aux courants de marée.

Les stations protégées de Boulogne-sur-Mer et de Cléder-Ann'Annec sont opposées aux stations exposées du Gris-Nez et de Roscoff-Roc'h Iliévec. La comparaison portera tout d'abord sur les deux stations du Nord, puis sur celles du Finistère.

a) *Stations du Nord de la France.*

Dans la population du Gris-Nez, la classe de taille de plus grande fréquence est celle de 6 millimètres et la taille maximale de 12 millimètres

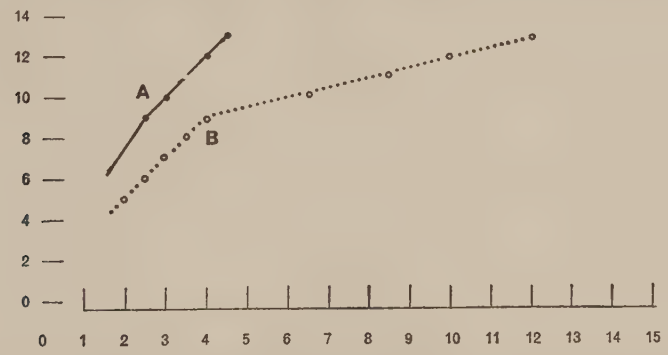


FIG. 17. — Relation entre l'âge et la taille chez *Littorina saxatilis* (OLIVI). Stations de Boulogne-sur-Mer (A) et du Gris-Nez (B). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 4	20,0			1 an ½
4	4 à 4,9	6,0	12,8	5 mois ½	2 ans
5	5 à 5,9	6,0	12,8	5 mois ½	2 ans ½
6	6 à 6,9	6,0	12,8	5 mois ½	3 ans
7	7 à 7,9	6,0	10,4	7 mois	3 ans ½
8	8 à 8,9	7,0	6,5	1 an	4 ans ½
9	9 à 9,9	7,0	3,5	2 ans	6 ans ½
10	10 à 10,9	7,0			8 ans ½
11	11 à 11,9	non achevé	probablement plus faible		10 ans

TABLEAU 18. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) au Gris-Nez.

(Tableau 18). A Boulogne-sur-Mer, ces classes sont respectivement de 8 millimètres et de 12 millimètres (Tableau 19). Ainsi, malgré des tailles maximales équivalentes, les animaux de Boulogne sont en moyenne plus grands que ceux du Gris-Nez. Ces deux populations appartiennent l'une et l'autre à la variété *rudissima*, aux côtes fines et nombreuses.

Les *Littorina saxatilis* (OLIVI) du Gris-Nez atteignent un diamètre de 10 millimètres à plus de six ans, tandis que ceux de même diamètre, n'ont que la moitié de cet âge, à Boulogne. De même, dans les deux stations, c'est respectivement à huit ans et à trois ans et demi que les animaux ont un diamètre de 11 millimètres. Il semble que les animaux de Boulogne ne dépassent pas cinq ans, tandis que ceux du Gris-Nez atteignent au moins dix ans.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 5	25,0			
5	5 à 5,9	6,0	19,6	3 mois ½	1 an ½
6	6 à 6,9	6,0	16,4	4 mois ½	
7	7 à 7,9	7,0	23,2	3 mois ½	
8	8 à 8,9	6,0	16,8	4 mois ½	2 ans ½
9	9 à 9,9	7,0	15,8	5 mois ½	3 ans
10	10 à 10,9	6,0	12,2	6 mois	3 ans ½
11	11 à 11,9	3,0	12,0	6 mois	4 ans
12	12 à 12,9	non achevé	12,0	6 mois	4 ans ½

TABLEAU 19. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Boulogne-sur-Mer.

Ainsi, dans le chantier protégé de Boulogne, les animaux sont plus grands que ceux du Gris-Nez, bien que leur longévité soit moindre.

b) *Stations du Finistère.*

La station de Roc'h Iliévec, sur la côte orientale de la Pointe de Bloscon, à Roscoff, bien qu'elle ne mérite pas à proprement parler le qualificatif de « battu », est néanmoins nettement plus exposée que ne l'est le chantier choisi à Cléder-Ann'Annec pour ces expériences. Dans les deux stations les coquilles ont une fine sculpture (variété *rudissima*) et des dimensions peu différentes. A Roc'h Iliévec la classe de plus grande fréquence est celle de 8 millimètres, la taille maximale de 13 millimètres (Tableau 20). A Cléder, c'est la classe 10 millimètres qui est celle de plus grande fréquence, la taille maximale étant de 13 millimètres (Tableau 21).

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 5	25,0			2 ans
5	5 à 5,9	6,0	10,3	7 mois	
6	6 à 6,9	6,0	8,9	8 mois	3 ans
7	7 à 7,9	6,0	6,9	11 mois	4 ans
8	8 à 8,9	7,0	5,0	1 an 2 mois	5 ans
9	9 à 9,9	8,0	2,0	4 ans	9 ans
10	10 à 10,9	6,0	1,8	3 ans	12 ans
11	11 à 11,9	5,0	minime		15 ans

TABLEAU 20. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Roscoff, Roc'h Iliévec.

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 6	30,0			2 ans
6	6 à 6,9	7,0	16,0	5 mois	
7	7 à 7,9	6,0	14,6	5 mois	
8	8 à 8,9	8,0	11,1	9 mois	3 ans ½
9	9 à 9,9	7,0	11,6	8 mois	
10	10 à 10,9	6,0	9,3	8 mois	5 ans
11	11 à 11,9	5,0	3,7	1 an ½	
12	12 à 12,9	5,0	3,7	1 an ½	8 ans
13	13 à 13,9	5,0	minime		10 ans

TABLEAU 21. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (OLIVI) à Cléder, Ann'Annec.

Les animaux de Roscoff atteignent 9 millimètres de diamètre à cinq ans, 11 millimètres à 12 ans. A Cléder, ils ont 9 millimètres avant quatre ans, 11 millimètres à cinq ans et 12 millimètres à moins de sept ans. Ainsi, les animaux de cette dernière station qui aboutissent à la taille maximale, locale, bien supérieure à celle atteinte par les échantillons de Roscoff, n'auraient pourtant guère plus de dix ans.

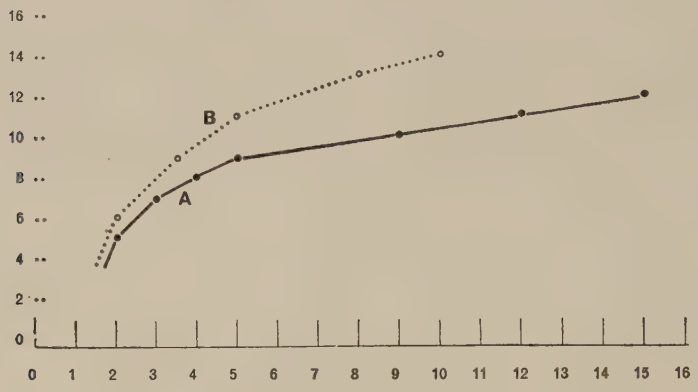


Fig. 18. — Relation entre l'âge et la taille chez *Littorina saxatilis* (Olivi). Stations de Roscoff, Roc'h Iliévec (A) et de Cléder, Ann'Annec (B). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

Les animaux de la station calme de Cléder s'opposent donc à ceux de la station plus exposée de Roscoff par leur plus grande taille et par leur moindre longévité.

De l'examen de ces deux groupes de stations, il semble ressortir que les animaux des stations exposées aux courants bénéficient d'une plus grande longévité. Cette vie prolongée n'a cependant pas comme résultat l'accession des animaux à des tailles supérieures. Au contraire, car cette longévité est assortie d'un rythme de croissance plus lent. Les tailles intermédiaires, aussi bien que la taille maximale, sont atteintes plus précocement dans les stations de mode abrité, la mort y intervient aussi plus rapidement.

8° Relation entre la longévité de *Littorina saxatilis* (Olivi) et la latitude des stations.

Dans le paragraphe précédent, deux groupes de stations, l'un du Nord de la France, l'autre de la région de Roscoff, ont été comparés. Cela a permis d'établir que dans chacune des régions la longévité était plus grande dans les stations de mode battu que dans les stations calmes. Mais les valeurs absolues établies pour ces quatre points dénotent, par ailleurs, que la longévité est plus grande, dans les stations de la région de Roscoff, que dans les stations, de même type, de la région du Nord. Les animaux du Gris-Nez ont une longévité légèrement inférieure à celle des animaux de Roscoff; il semble qu'ils ne dépassent guère dix ans alors que ceux de la station finistérienne atteignent quinze ans. Quant aux animaux de Bou-

logne, leur longévité est moindre que celle des animaux de Cléder, cinq ans contre dix ans. Ainsi, il semble que le caractère septentrional du climat ne favorise pas une forte longévité chez *Littorina saxatilis* (Olivi). Ce rôle du climat est très net dans les localités abritées. La différence entre la longévité, à Boulogne et à Cléder, apparaît ainsi notable. Par contre ce rôle est beaucoup moins net pour les stations battues et le contraste entre le Gris-Nez et Roscoff est beaucoup plus réduit. Cette atténuation de l'effet du climat septentrional avait déjà été notée pour la croissance annuelle de cette espèce. Les populations des stations calmes subissent plus strictement les conditions climatiques régionales que ne le font les stations battues. Pour ces dernières, l'influence maritime temporisatrice joue un rôle important. Les vagues et les embruns réduisent ou annulent la période durant laquelle les animaux sont soumis au climat aérien. A l'opposé, dans les stations calmes, les eaux peu agitées, peu renouvelées (au moins momentanément) baignant les animaux, peuvent localement, prendre une température plus proche de celle de l'air. Il est d'ailleurs possible et probable que l'agitation de l'eau provoque la turbulence de l'air sus-jacent et que ses caractéristiques elles-mêmes en soient modifiées.

9° Longévité de *Littorina saxatilis* (Olivi) à Cancaval et à Dinard.

Les deux paragraphes précédents ont permis d'établir le rôle de la latitude et de l'agitation sur la longévité de *Littorina saxatilis* (Olivi). Ces observations portaient sur des populations de la région de Roscoff et du Nord de la France. Ces populations avaient l'avantage d'être composées d'animaux dont la coquille appartenait au même type morphologique, celui de la variété *rudissima*. Deux autres populations ont été étudiées, toutes deux dans la région de Dinard; ce sont des populations appartenant à deux types morphologiques différents, à la fois, entre eux, et de celui

Classe de taille	Diamètres délimitant cette classe	Longueur de la ligne équatoriale et suturale entre ces diamètres	Valeur annuelle de la croissance pour chaque classe	Durée nécessaire à la formation dans cet intervalle	Age des animaux ayant la taille maximale dans chaque classe
	jusqu'à 5	25,0			
5-7	5 à 7,9	17,0	17,2	1 an	
8-9	8 à 9,9	12,0	14,5	10 mois	3 ans
10-11	10 à 11,9	13,0	16,0	10 mois	
12	12 à 12,9	7,0	11,7	7 mois	4 ans ½
13	13 à 13,9	6,0	3,7	21 mois	
14	14 à 14,9	6,0	2,8	27 mois	8 ans
15	15 à 15,9	6,0	2,1	3 ans	11 ans

Tableau 22. — Age, aux différentes tailles, de *Littorina saxatilis* (Olivi) à Cancaval.

des animaux de Roscoff et du Pas-de-Calais. La population de la station agitée du Moulinet appartient à la forme *jugosa*, caractérisée par sa taille réduite et ses côtes peu nombreuses et aiguës; la population de Cancaval appartient à la variété *compressa*, caractérisée par sa grande taille et ses côtes aplaties. Les formes *rudissima*, *jugosa* et *compressa* sont classées par les auteurs dans trois sous-espèces différentes; ce sont respectivement les sous-espèces *rudis*, *jugosa* et *nigrolineata*.

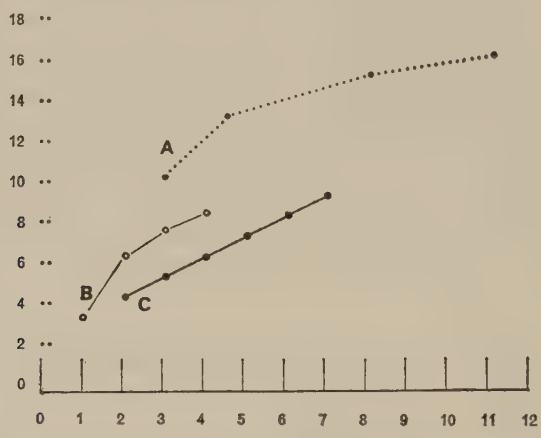


FIG. 19. — Relation entre l'âge et la taille chez *Littorina saxatilis* (OLIVI). Stations de Cancaval, Rance (A),Dinard, Pointe du Moulinet, niveau élevé (B) et niveau moyen (C). En abscisse, nombre d'années; en ordonnée, diamètres successifs.

La longévité des populations du Moulinet a été établie à sept ans, pour les animaux du niveau moyen, à quatre ans pour les animaux du niveau élevé. Les animaux de Cancaval dépassent onze ans (Tableau 22). Alors que l'on avait constaté antérieurement que les populations des stations agitées avaient une longévité supérieure, on se trouve ici devant des résultats inverses. Ces résultats sont diamétralement opposés à ceux acquis sur la variété *rudissima*. Les résultats obtenus sur l'un et l'autre de ces chantiers ne peuvent pas être rattachés aux données obtenues dans le Nord ou dans la région de Roscoff. Dans le quatrième chapitre de ce travail figurera l'historique d'un certain nombre de travaux cherchant à établir des subdivisions profondes dans le groupe *Littorina saxatilis*. Il semble qu'au nombre des caractères différentiels, devant faire l'objet de recherches dirigées dans ce sens, doive figurer l'étude de la croissance et de la longévité de ces diverses subdivisions systématiques de *Littorina saxatilis* (OLIVI).

CONCLUSION DU CHAPITRE

Un certain nombre d'éléments écologiques ou climatiques semblent avoir une action sur la longévité des animaux des diverses espèces de Gastéropodes étudiés dans ce chapitre. Ces éléments sont le niveau cotidal

des stations, la plus ou moins grande agitation de l'eau, la latitude des localités. Enfin un élément biologique, lui-même dépendant des conditions rencontrées, la présence de vastes peuplements de Phéophycées, paraît agir, indirectement, sur la longévité des populations qui lui sont inféodées.

1. — *Niveau cotidal.*

Les observations faites sur des populations de *Littorina saxatilis* (Olivi), vivant à différents niveaux cotidaux, dans une même localité, ont montré que les populations des niveaux inférieurs bénéficient d'une plus grande longévité.

2. — *Agitation.*

Les effets de l'agitation de l'eau semblent différer selon que l'on observe *Monodonta lineata* (Trochidae) ou *Littorina saxatilis*. Pour les Trochidae, le mode battu est nuisible à la longévité, de même qu'il nuisait à la vitesse de croissance. Les stations protégées permettent aux animaux d'acquérir une plus grande taille et de vivre plus longtemps. Par contre, pour *Littorina saxatilis* var. *rudissima* l'effet est inverse, les animaux des points calmes ont une croissance plus rapide que ceux des points battus, mais, ils ont une moins grande longévité. C'est déjà le résultat auquel Hatton (1938) et Fischer-Piette (1941 et 1948) étaient arrivés pour *Patella vulgata* (Linné).

3. — *Latitude des stations.*

Le caractère méridional du climat basque semble rendre la vie de *Monodonta lineata* (da Costa) plus courte qu'elle ne l'est sous le climat breton. A cette brièveté de la vie s'associe un ralentissement très ménagé de la croissance au fur et à mesure du vieillissement; la conséquence de cette double influence est la disparition des animaux alors que leur rythme de croissance est encore très important.

Pour *Gibbula umbilicalis* (da Costa), l'influence méridionale se manifeste, de même, par une diminution de la longévité; mais l'effet sur la vitesse de croissance est moindre; si la chute de la vitesse de croissance, due à l'âge, se trouve retardée, sous le climat basque, elle ne l'est que dans des proportions équivalentes à l'allongement de la vie, aussi, les animaux de cette région ont-ils, à l'approche de leur disparition, une croissance aussi ralentie que celle des animaux bretons.

Gibbula pennanti (Philippi) s'oppose aux deux espèces précédentes par une longévité supérieure au Pays Basque. Mais, contrairement à ce qui se produit pour *Gibbula umbilicalis* (da Costa) cette grande longévité ne compense pas l'énorme différence existant entre la croissance accélérée des animaux bretons et la croissance ralentie des animaux basques. Aussi, les animaux basques sont-ils loin d'atteindre les dimensions des animaux bretons.

L'exemple de *Gibbula pennanti*, dont les populations basques ont un rythme de croissance moins rapide et une longévité plus grande que celles des stations plus septentrionales, est extrêmement intéressant. Les résultats auxquels nous arrivons en ce qui les concerne sont absolument à l'opposé de ceux obtenus, tant ici, pour les autres espèces, que dans les publications

des auteurs. Weymouth et Thompson (1931), pour *Cardium corbis* et Weymouth, Macmillin et Rich (1931), pour *Siliqua patula* aboutissent à une croissance plus rapide et une moindre longévité en Californie qu'en Alaska. De même, Thorson (1936), comparant la croissance des Lamellibranches du Groenland avec celle d'espèces plus méridionales, arrive au même résultat. Chez *Gibbula pennanti*, les variations respectives, parallèles mais de sens opposé, de la vitesse de croissance et de la longévité manifestent bien l'étroite interdépendance de ces deux données. Le paragraphe suivant résume l'hypothèse proposée au sujet de ces populations basques et bretonnes de *Gibbula pennanti*.

4. — *Présence des Phéophycées.*

La grande longévité et la faible vitesse de croissance des *Gibbula pennanti* (Philippi) du Pays Basque s'opposent à la longévité plus réduite et à la croissance plus rapide des populations bretonnes de cette espèce. Cette plus grande longévité pourrait être une conséquence du rythme plus ralenti selon lequel s'opèrent la croissance et, probablement aussi, d'autres mécanismes physiologiques. A l'inverse, les animaux de Bretagne, à croissance « exagérément » rapide, sembleraient user leurs capacités vitales plus rapidement.

Stations		Années successives									
		1 + 2	3	4	5	6	7	8	9	10	au-delà de 10
Dinard Pointe du Moulinet	niveau moyen	50	22	12	9	8					
	niveau élevé	70	21								
	niveau supérieur	65	30								
Nord de la France	Gris-Nez	40	20	15	9	5,5					
	Boulogne-sur-Mer	55	25	18							
Région de Roscoff	Roc'h Iliévec	40	14	11	8	6	4,5	3	3	3	se poursuit ralentie jusqu'à 15 ans
	Cléder Ann'Annec	38	19	15	11	9	6,5	4,5			
Rance	Cancaval	38	22	17	12	7,5	5,5	3,3			

Tableau 23. — Donnant, pour les diverses populations de *Littorina saxatilis* étudiées, le pourcentage exprimant le rapport entre la longueur de coquille réalisée au cours de chacune des années successives et la longueur totale de la coquille. (Il s'agit de la coquille « déroulée », dont la longueur est mesurée le long de la ligne équatoriale et suturale.)

Espèces examinées	Stations	Années successives									
		1 + 2	3	4	5	6	7	8	9	10	au-delà de 10
Monodonta lineata	Dinard Le Moulinet	44	18	11	6,5	5,5	4,5	3,2	3		
	Cancaval	45	12	8,5	5,5	4,5	4	3,5	2,2	1,5	se poursuit ralentie jusqu'à 19 ans
	Roscoff Roc'h Iliévec	45	18	9,5	7,3	5,5	5	4	3,2	3	
	Socoa	50	21	14	13						
Gibbula umbilicalis	Saint-Jean-de-Luz	48	28	12	7,2	4,8					
	Wimereux	36	18	18	12,5	8	4	2,5			
Gibbula pennanti	Saint-Enogat	75	22								
	Cléder Ann'Annec	73	17	6	4						
	Socoa	46	20	12,5	9	7	6				
	Saint-Jean-de-Luz	50	24	15	10						
Gibbula cineraria	Dinard	30	16	13,5	10	10	6,7	5,6	5,6		

TABLEAU 24. — Donnant, pour les espèces de Trochidae étudiées, le pourcentage exprimant le rapport entre la longueur de coquille réalisée au cours de chacune des années successives et la longueur totale de la coquille. (Il s'agit de la coquille « déroulée », dont la longueur est mesurée le long de la ligne équatoriale et suturale.)

CHAPITRE III

ÉTUDE DE LA CROISSANCE SAISONNIÈRE DE LA COQUILLE DE *MONODONTA LINEATA* (DA COSTA), *GIBBULA UMBILICALIS* (DA COSTA), *GIBBULA PENNANTI* (PHILIPPI), *GIBBULA CINERARIA* (LINNÉ) ET *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI)

Sommaire

PRÉLIMINAIRES.

1° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) sur la côte Nord de Bretagne et sur la côte basque.

A. — Démarrage printanier de la croissance de la coquille, précocité de ce phénomène sur la côte basque.

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps, rôle du cycle sexuel dans le ralentissement de la croissance observé en mai et juin.

C. — Période de forte croissance estivale.

D. — Passage à la période de repos hivernal, indépendance de la durée de la période d'activité vis-à-vis des conditions climatiques.

2° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) sur la côte du Nord de la France et sur la côte basque.

A. — Démarrage printanier de la croissance.

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps et au début de l'été.

C. — Période de forte croissance estivale.

D. — Passage à la période de repos hivernal.

3° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) sur la côte bretonne et sur la côte basque.

A. — Stations bretonnes.

B. — Stations basques.

4° Croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula cineraria* (LINNÉ).

5° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) en diverses stations des côtes françaises.

A. — Période de forte croissance automnale.

B. — Ralentissement hivernal de la croissance.

C. — Brièveté de la reprise de la croissance à la fin de l'hiver.

D. — Baisse progressive de la vitesse de croissance peu après le début du printemps.

E. — Étagement des valeurs estivales en fonction du caractère plus ou moins septentrional des stations.

Conclusion du chapitre.

Préliminaires

Les conditions climatiques, subies par les diverses populations des espèces étudiées dans ce travail, étant essentiellement variables au cours de l'année, il était intéressant de connaître, non seulement la croissance annuelle totale de la coquille, mais aussi, la répartition de cet accroissement entre les diverses périodes de l'année.

La technique adoptée, utilisant des expériences successives de quelques semaines chacune, se succédant tout au long de l'année, se prêtait bien à l'approche du problème. Il aurait été avantageux que ces périodes soient équivalentes, en durée, et simultanées dans les divers points des côtes de France prospectés. En fait, cela était impossible pour une seule personne. Les marées de vive-eau ont été utilisées pour visiter successivement les côtes du Pas-de-Calais, de la Bretagne et du Pays Basque (les deux centres bretons de Dinard et de Roscoff ont toujours été visités au cours d'une même vive-eau). Certaines périodes de vive-eau, ne présentant pas un coefficient suffisant pour permettre la visite des chantiers de niveau inférieur, ont été totalement abandonnées (1). Cela a eu pour effet la prolongation du stage des animaux en observation et une inégalité plus prononcée de la durée des expériences successives. En fait, cette durée varie de un à deux mois. Les valeurs représentatives de l'accroissement des animaux, obtenues pour chacune des périodes, n'étant plus directement comparables, il a été décidé de les remplacer dans cet office par la valeur ramenée à trente jours de la croissance pendant cette période. Ce sont donc ces *valeurs moyennes de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille, pour trente jours*, exprimées en millimètres, qui se trouvent mentionnées dans les tableaux accompagnant les exposés. Chacune de ces valeurs correspond à une classe de taille précise.

Des graphiques ont été établis afin de rendre perceptible d'un seul coup d'œil l'évolution de la vitesse de croissance au cours de l'année. Il serait tentant de les remplacer par une courbe. Plus proche de la réalité, dans son principe, celle-ci aurait un inconvénient énorme qui y a fait renoncer, elle exigerait une part d'interprétation subjective. C'est pourquoi il a paru préférable de s'arrêter au graphique par paliers. Chacun de ces paliers représente, pour chacune des périodes et pour la classe indiquée, d'une part, le taux moyen de la croissance (en ordonnée), et, d'autre part, la durée sur laquelle cette moyenne a été observée (en abscisse).

***

Les trois premiers paragraphes examineront, comparativement, le cycle annuel de la croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) dans des populations bretonnes et basques, de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) des côtes françaises du Pas-de-Calais et du Pays Basque, de *Gibbula pennanti* (Philippi) de plusieurs localités du Nord de la Bretagne et de la côte basque.

(1) Voir le calendrier des marées de vive-eau mises à profit page 32

Une quatrième espèce de Trochidae, *Gibbula cineraria* (Linné) sera ensuite étudiée, en Bretagne seulement. Enfin, le cycle de *Littorina saxatilis* (Olivi) fera l'objet d'observations tant sur les côtes du Nord de la France que sur celles du Nord de la Bretagne, dans des conditions écologiques variées.

1° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa), sur la côte Nord de la Bretagne et sur la côte basque.

Les données faisant l'objet de cette étude de la croissance saisonnière de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) concernent les populations d'une station de la région de Dinard, d'une station finistérienne et d'une station de la côte basque. La station de la région de Dinard est la Pointe du Moulinet. Celle du Finistère est située à Roscoff, au lieu-dit Roc'hIliévec, sur la côte orientale de la Pointe de Bloscon. La station basque se trouve sur la côte ouverte à quelques kilomètres au Sud de Socoa.

L'examen des graphiques (Fig. 20) et des tableaux (25, 26 et 27) amène une première observation : la vitesse de croissance varie de façon

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille en millimètres)								
		9	10	11	12	13	14	15	16	17
12 avril au 8 juin 1960	32		2,6	1,4	0,8	0,5	0,4	0,4		
11 juin au 10 juillet	26			1,4	0,8	0,2	0,1	0,5	0,1	
16 juillet au 1er septembre	50			2,3	2,1	1,3	0,8	0,7	0,4	
2 septembre au 19 octobre	53				1,5	0,7	0,6	0,6	0,4	
20 octobre au 15 décembre	64	1,8	1,5	1,4	1,0	0,8	0,6	0,3	0,2	0,1
16 décembre au 12 février 1961	79	0,02	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,03	0	
13 février au 31 mars	50		0,6	0,5	0,3	0,3	0,2	0,2	0,3	
1er avril au 28 mai	32		1,3	0,9	0,7	0,4	0,2	0,1		
29 mai au 11 juillet	57		1,0	0,9	0,4	0,2	0,01	0	0,1	
12 juillet au 24 août	36			2,1	2,1	1,1	0,8	0,6		
25 août au 11 octobre	41		2,4	1,2	1,5	1,5	1,0	0,8		

Tableau 25. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata*, en trente jours, en millimètres, à Dinard, Pointe du Moulinet.

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)												
		9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
20 juillet au 4 septembre 1960	86						4,0	3,4	2,5	2,0	1,7	1,3	0,6	
5 septembre au 25 octobre	72						4,1	3,4	2,6	2,6	2,1	1,6	0,8	
26 octobre au 20 décembre	74	2,0	2,3	2,1	2,2	2,0	1,4	1,4	1,4	1,2	1,1	0,6	0,6	0,4
21 décembre au 18 février 1961	82			1,1	1,2	0,5	0,5	0,6	0,3	0,2	0,2	0,08	0,05	
19 février au 4 avril	80				1,1	0,6	0,6	0,3	0,2	0,08	0,05	0,02	0,05	
5 avril au 31 mai	72				2,8	2,6	1,8	1,3	0,9	0,6	0,4	0,15		
1er juin au 14 juillet	94					3,3	1,9	1,0	0,5	0,2	0,05	0,09	0,03	0
15 juillet au 29 août	53					4,3	4,5	3,6	2,9	2,1	1,0	0,6		
31 août au 12 octobre	70								2,9	2,5	2,4	1,6	1,2	1,1

TABLEAU 26. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata*, en trente jours, en millimètres, à Roscoff.

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)												
		6	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
10 août au 20 septembre 1960	11							3,2	4,1	3,9	2,9	2,4		
21 septembre au 3 novembre	34								1,5	1,6	1,6	1 7	0	
5 novembre au 3 janvier 1961	27			0,6				0,05	0,2	0,2	0,4			
6 janvier au 2 mars	40	1,1	1,3	0,8	1,3	1,0		0,2	0,3	0,5	0,4			
3 mars au 3 mai	66				4,0		3,8	3,5	1,6	2,0	2,0	2,0	2,0	1,4
4 mai au 13 juin	23						3,1	2,4	3,0	1,6	0,9	0,8		1,0
16 juin au 28 juillet	9					6,8		0,5		3,9	2,6	1,5		2,6

TABLEAU 27. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Monodonta lineata*, en trente jours, en millimètres, à Socoa.

très marquée selon les saisons. Une seconde remarque s'impose : une indéniable parenté existe entre l'évolution de la vitesse de croissance, au cours de l'année, dans les trois stations étudiées. Cette deuxième observation a servi de guide à l'établissement du plan de cette étude. Au lieu d'examiner, tour à tour, les trois localités, il a paru plus intéressant d'envisager, successivement, les diverses phases du cycle annuel; chacune de celles-ci faisant l'objet d'observations simultanées sur les trois chantiers.

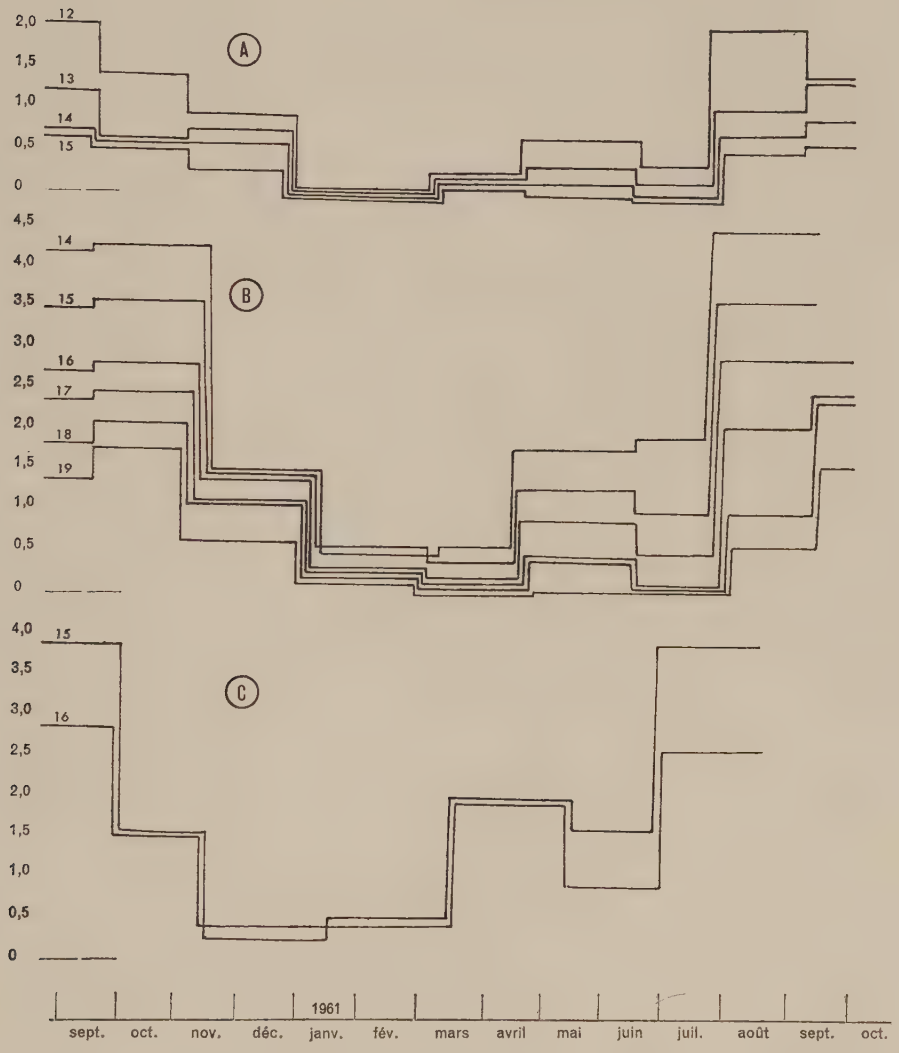


Fig. 20. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa). De haut en bas, à Dinard (A), Roscoff (B) et Socoa (C). En ordonnée, valeur de la croissance en trente jours, en millimètres. Pour chaque station plusieurs tracés sont donnés, chacun d'eux correspond aux animaux d'une classe de taille. La valeur de celle-ci (diamètre de la coquille, en millimètres) est indiquée au-dessus de l'extrémité gauche des lignes.

Nous étudierons tout d'abord le démarrage printanier de la croissance, puis le ralentissement momentané qui intervient, en mai ou juin, selon les localités. Le troisième paragraphe sera consacré à la période de forte croissance estivale. Enfin l'observation du passage à la période de repos hivernal fera l'objet de la dernière partie.

A. — Démarrage printanier de la croissance de la coquille, précocité de ce phénomène sur la côte basque.

L'hiver est marqué dans toutes les stations par un arrêt presque total de la croissance. Après cette période d'extrême ralentissement intervient un démarrage très rapide. Nous comparerons d'abord les stations de Roscoff et de Socoa.

A Roscoff, pour la période s'achevant au début du mois d'avril nous ne notons aucune augmentation de la vitesse de croissance par rapport à la période précédente. Seuls les spécimens de taille égale ou inférieure à 12 millimètres ont alors une croissance supérieure à un millimètre pour trente jours. Pour les classes 13, 14 et 15 millimètres cette croissance est voisine de un demi-millimètre. Pour les classes supérieures elle est inférieure à deux dixièmes de millimètre. Par contre, dès la période suivante, qui s'étend du 5 avril au 31 mai, on assiste à une accélération spectaculaire; selon les classes de taille, la croissance passe de 1,1 millimètre à 2,8 millimètres; de 0,6 millimètre à 2,6 millimètres; de 0,3 millimètre à 1,3 millimètre; de 0,08 millimètre à 0,6 millimètre. Toutes les valeurs sont au moins largement doublées, souvent triplées ou quadruplées.

La technique adoptée ne permet pas de dater avec précision ce démarrage. Toutefois, l'examen du mouvement général de l'évolution au cours de l'année peut donner une indication. La période précédant ce démarrage a les valeurs les plus faibles de l'année; il semble donc peu probable qu'il y ait eu une reprise, si légère soit-elle, pour la dite période qui s'achève à la fin du mois de mars. Est-il possible de se rendre compte si la période au cours de laquelle se manifeste le démarrage ne comporte que des jours à croissance accélérée, ou bien si, à son tout début, elle concerne des jours à croissance nulle? Cela est plus délicat. Mais les valeurs observées étant cependant de l'ordre de grandeur des fortes valeurs estivales, il paraît peu vraisemblable que de nombreuses journées à croissance nulle y soient incluses. A notre avis le démarrage de la croissance a dû se faire, à Roscoff, dans les tout premiers jours d'avril.

A Socoa, pour la période s'achevant le 2 mars, nous avons déjà quelques signes de reprise de la croissance, passages de 0,6 millimètre à 0,8 millimètre pour la classe 9 millimètres; de 0,05 millimètre à 0,2 millimètre pour la classe 13 millimètres; de 0,2 à 0,3 millimètre pour la classe 14 millimètres; de 0,2 à 0,5 millimètre pour la classe 15 millimètres. Mais cette accélération est minime en comparaison des résultats observés à la fin de la période suivante. La croissance des classes inférieures à la classe 14 millimètres dépasse alors 3 millimètres et celle des classes de plus grande taille est rarement inférieure à deux millimètres. En fait, si l'on tient compte de la légère augmentation observée dès la période couvrant les mois de janvier et février, il semble qu'à Socoa la reprise de la croissance ait débuté dès les derniers jours du mois de février.

De la comparaison des dates de démarrage de la croissance, à Roscoff et à Socoa, il ressort que cette reprise se produit un mois plus tôt sur la côte basque que sur la côte bretonne. Ceci ne saurait étonner en raison des différences climatiques existant entre les deux régions.

Les dates de visite des chantiers de Roscoff et de Dinard sont très voisines, aussi les comparaisons sont plus directes que dans le cas précédent. Les animaux récoltés à Dinard, à la fin du mois de mars, manifestent un début de reprise de leur croissance; ce qui n'était pas apparu, à Roscoff, pour la période correspondante. Il semble donc que la reprise de la croissance ait été, à Dinard, légèrement plus précoce qu'à Roscoff. L'écart est faible, il est hors de proportions avec celui observé entre les stations du Finistère et de la côte basque.

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps, rôle du cycle sexuel dans le ralentissement observé en mai-juin.

Qu'il s'agisse de Socoa, sur la côte basque, de Roscoff ou de Dinard, sur la côte Nord de Bretagne, on constate, au tout début du printemps, une importante reprise de la croissance après l'arrêt presque total de l'hiver. De la même façon, quelques semaines plus tard, un important ralentissement se produit dans la formation de la coquille. Cette chute du taux de croissance n'est pas subie également par toutes les classes de taille. Pour les animaux les plus gros, l'accroissement n'est que très légèrement supérieur à ce qu'il avait été en hiver, par contre, au fur et à mesure que l'on considère des classes plus juvéniles, le ralentissement devient moins important. Pour les classes des plus petites tailles, à Roscoff, on ne constate même plus aucun ralentissement.

Trois ordres de phénomènes ont semblé devoir être examinés pour expliquer ce ralentissement inattendu de la croissance intervenant sitôt après le démarrage printanier : la climatologie dans son sens le plus large (aérien, marin, local, régional...), l'alimentation et la sexualité.

a) *Climatologie.*

Monodonta lineata (da Costa), bien qu'étant un animal marin, passe plus de temps dans l'air qu'en immersion. Il est impossible d'estimer les influences que la température de l'air ou de l'eau de mer peuvent réciproquement avoir sur son organisme. Pour le domaine marin, les variations ne sont jamais brutales, les oscillations ne sont ni fortes ni rapides. Aussi semble-t-il peu probable qu'elles puissent être invoquées présentement. Les valeurs de la température de l'eau, relevées à marée basse, sont alors de 14° à Socoa (début avril) et de 11° à Roscoff (début mai). Pour le domaine aérien il est possible de suivre l'évolution générale du temps grâce aux « Bulletins décadaires » publiés en supplément au « Résumé mensuel du temps en France » par les services de la Météorologie Nationale. Nous avons recherché si, au cours de la période rendue remarquable par ce ralentissement de la croissance, ou bien légèrement avant cette période, un à-coup de l'un au moins des éléments météorologiques (températures maximales, moyennes et minimales, insolation, précipitations) ne se manifestait pas à la fois, en Bretagne et sur la côte basque. Rien de tel ne se constate :

aucune baisse de température, ni manque d'insolation, ni abondance de précipitations. Tout au plus peut-on noter un parallélisme entre les deux domaines géographiques puisque dans l'un comme dans l'autre la température moyenne devient alors supérieure à 13° 5 (première décade d'avril pour le Pays Basque, première décade de mai pour Roscoff),

b) *Alimentation.*

L'examen de contenus intestinaux a donné, à plusieurs reprises au cours de l'année, des résultats identiques qualitativement et quantitativement. Il n'est pas apparu qu'une période de jeûne puisse être à l'origine de ce ralentissement de la croissance. Qualitativement, les contenus intestinaux se sont révélés identiques : une masse verdâtre comportant très peu d'éléments reconnaissables. L'aspect des stations, rochers lisses et nus sur lesquels aucune végétation macroscopique n'existe d'un bout à l'autre de l'année, fait plutôt penser que les animaux doivent y racler un dépôt fait de débris d'algues déjà fort dissociés. Quantitativement, la masse des contenus intestinaux avait un volume identique à toutes les saisons. Ainsi, qu'il s'agisse de la quantité ou de la qualité, l'alimentation ne paraît pas devoir être la cause de ce ralentissement de la croissance.

c) *Sexualité.*

A chacune des visites, des animaux ont été prélevés en vue d'une étude sommaire des gonades. Cet examen a été pratiqué sur les spécimens de Roscoff et de Socoa. Il a permis de noter que, dans les deux stations, cette période de ralentissement de la croissance de la coquille est celle à la fin de laquelle a pu être notée une réduction du nombre d'individus femelles ayant les gonades très gonflées d'ovules. En effet, c'est au début de mai à Socoa, et, en fin mai à Roscoff, que la totalité des individus femelles est ainsi chargée d'éléments reproducteurs. Les exemplaires, précédemment marqués, récoltés à ces dates, témoignent une reprise de croissance assez notable. Mais, au passage suivant, on remarque à la fois une baisse de la vitesse de croissance (pour la période début mai/mi-juin à Socoa et début juin/mi-juillet à Roscoff) et l'apparition d'un contingent, un tiers environ, de femelles avec très peu ou aucun ovule, groupe probablement formé d'individus précoces ayant déjà effectué la plus grande partie de leur ponte.

Ainsi, il semble que des trois éléments examinés (climat, nourriture, sexualité), comme pouvant être cause de ce ralentissement de la croissance, la période de fin de maturation des ovules et de début de la ponte doive être retenue au moins comme la principale. Toutefois, cette étape du cycle sexuel pourrait elle-même être en rapport avec l'évolution de la température de l'air. Ainsi que cela a été noté, celle-ci est alors la même dans les deux localités (13° 5 température de la première décade d'avril au Pays Basque et de la première décade de mai à Roscoff). Il ne serait pas invraisemblable, que, chez cette espèce qui passe plus de temps en émersion qu'en immersion, la température de l'air ait un rôle aussi important sur le déroulement du cycle sexuel, que la température de l'eau.

Ces observations ont fait l'objet d'une note préliminaire (Gaillard, 1963). Williams (1964) les a étendues à *Littorina littorea*. Il signale pour cette espèce un ralentissement ou un arrêt (no growth, growth depressed)

pendant la période durant laquelle les animaux atteignent leur maturité sexuelle et précise que l'effet inhibiteur des phénomènes sexuels sur la croissance est plus prononcé chez les jeunes. Malgré leur croissance ralentie les exemplaires les plus gros et les plus vieux manifestent une accélération de l'accroissement de la coquille immédiatement après la ponte. Ce phénomène se retrouve selon différents processus (cf. Historique); les observations ou raisonnements des auteurs amènent parfois ceux-ci à des conclusions opposées. Ainsi Barnes et Barnes (1954), étudiant la croissance de *Balanus balanoides, Balanus balanus et Balanus crenatus*, constatent qu'après un maximum de croissance au printemps et au début de l'été, il y a un arrêt estival (plus ou moins marqué selon les espèces) et ces auteurs l'attribuent à un manque de nourriture. Par contre, Coe (1947) conclut, pour *Tivela stultorum*, que le ralentissement observé par lui au mois d'août intervient alors que les conditions de température et d'alimentation sont convenables, et ne peut donc être attribué qu'à des phénomènes d'ordre sexuel. Orton (1928 *b*) note, pour *Patella vulgata*, que les jeunes ont une croissance continue, mais, qu'ensuite, « a post-breeding shell growing period is general in spring and early summer ». Dans un autre travail le même auteur (1928 *a*) peut chiffrer les données concernant *Ostrea edulis*. Il décrit l'antagonisme régissant les rapports de la croissance et de la reproduction. Dès que la température dépasse 50 °F (10 °C) il y a au printemps démarrage de la croissance, au-dessus de 60 °F (15 °C) la physiologie s'oriente vers la reproduction (sans croissance de la coquille). Lorsque, en automne, le seuil des 57 °F (12 °C) est à nouveau passé, il y a démarrage de la croissance. Il semble donc, malgré quelques observations contradictoires, que l'antagonisme entre la croissance et la reproduction soit un phénomène général, peut être masqué parfois par le rôle de la température et de l'alimentation.

C. — Période de forte croissance estivale.

A Roscoff, nous avons des données pour sept classes de taille. Pour les plus petits exemplaires (classes 13 et 14 millimètres) la croissance, pour trente jours, en été, est de plus de 4,0 millimètres. Pour les plus gros spécimens (classe de 20 et 21 millimètres) elle n'est que de 1,2 millimètres, dans le cas le plus favorable; c'est-à-dire très nettement inférieure au tiers de la première valeur. Les classes de taille intermédiaires ont des valeurs de la croissance s'intercallant entre ces deux extrêmes, soit, par exemple, allant de 3,4 à 3,6 millimètres pour la classe 15 millimètres, de 2,5 à 2,9 millimètres pour la classe 16 millimètres, de 2,0 ou 2,1 millimètres pour la classe 17 millimètres, de 1,0 à 1,7 millimètres pour la classe 18 millimètres.

Pendant la même période, à Socoa, les valeurs de la croissance, pour trente jours, sont très voisines de celles notées à Roscoff, pour les classes correspondantes. Ainsi, pour les classes 14 à 17 millimètres qui s'étaient accrues de 4,0 millimètres, 3,4 millimètres, 2,5 millimètres et 2,0 millimètres en 1960 à Roscoff, on a, à Socoa, les valeurs suivantes : 4,1 millimètres, 3,9 millimètres, 2,9 millimètres et 2,4 millimètres. Très peu éloignées l'une de l'autre, ces deux gammes n'en dénotent pas moins, à taille égale, une vitesse de croissance légèrement plus forte au Pays Basque. Les valeurs notées pour la même période à Dinard se situent à un niveau nettement inférieur à celui établi à Roscoff.

D. — Passage à la période de repos hivernal. — Indépendance de la durée de la période d'activité vis-à-vis des conditions climatiques.

On a remarqué dans e paragraphe « A. — Démarrage printanier de la croissance » la précocité du démarrage de la croissance, au printemps, sur la côte basque; cela paraissait logique en raison des conditions climatiques plus clémentes qui règnent alors au Pays Basque, en comparaison de celles régnant en Bretagne. De la même façon, lors de la chute de la vitesse de croissance, en automne, on observe une antériorité du phénomène de Socoa sur celui de Roscoff; ce qui, par contre, est en contradiction avec les conditions climatiques. Ainsi, pour la période couvrant les mois de septembre et octobre, à Roscoff, on note les plus fortes valeurs de l'année. Ce n'est que pour la période suivante, couvrant le mois de novembre et une grande partie du mois de décembre, que se manifeste un accroissement nettement inférieur. A Socoa, dès la période qui va du 21 septembre au 3 novembre, la croissance est déjà en forte régression par rapport aux valeurs estivales. Le ralentissement est donc plus précoce sur la côte basque qu'en Bretagne. Le décallage de quelques semaines, observé pour le démarrage de printemps de la croissance, se trouve donc maintenu pour le ralentissement de l'accroissement. Mais il n'est plus possible pour ce ralentissement d'évoquer l'influence de conditions climatiques.

Si l'on considère l'ensemble de ces périodes de forte et de faible croissance, on peut remarquer que les dates de début et de fin sont toutes, à Socoa, décallées vers le début de l'année, par rapport à ce qu'elles sont à Roscoff; mais qu'elles délimitent des périodes de durée égale quelle que soit la station considérée. Les périodes de forte et de faible croissance ont une durée sensiblement équivalente, entre elles et dans les deux stations. Ainsi, le caractère plus méridional du climat semblerait provoquer, dans le cas de la formation de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa), non pas un étalement de la période de croissance, en rapport avec la durée prolongée des conditions favorables, mais plutôt un déplacement de cette période qui devient plus précoce tant dans son déclanchement que dans son arrêt. Ces phénomènes pourraient faire supposer que le rythme de la température est plus important en lui-même que les valeurs absolues réellement subies. Cependant Loosanoff et Nomejko (1949) ont montré que chez *Ostrea virginica*, dont l'arrêt de croissance est hivernal, si les animaux sont maintenus à une température supérieure à celle du point d'hibernation (élevage en eau de mer chaude, courante), la croissance se poursuit au cœur de l'hiver, en même temps d'ailleurs que la gamétogenèse.

2° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) sur la côte du Nord de la France et sur la côte basque.

L'évolution de la vitesse de croissance de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) a été suivie durant une année, à Wimereux, et à Saint-Jean-de-Luz. A Wimereux, deux classes de taille fournissent des données complètes; ce

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)								
		9	10	11	12	13	14	15	16	17-18
4 octobre au 22 novembre 1960	71	2,0	2,5	1,9	1,9	2,0	1,5	0,6	0,3	
23 novembre au 28 janvier 1961	82	0,2	0,2	0,2	0,1	0,04	0,01	0	0	0
19 janvier au 14 mars	73		0,2	0,08	0,1	0,06	0,1	0,01	0	0
16 mars au 15 mai	38		2,2	2,2	2,2	2,0	1,2	0		
17 mai au 18 juin	11				2,8	3,5				0,3
29 juin au 12 août	22				2,4	2,1	2,3	0,4	0	0
13 août au 27 septembre	46				4,0	4,5	2,9	3,5	1,3	1,7

TABLEAU 28. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula umbilicalis*, en trente jours, en millimètres, à Wimereux.

sont les classes 12 et 13 millimètres. A Saint-Jean-de-Luz ce sont les trois classes 11, 12 et 13 millimètres (Tableaux 28 et 29, fig. 21).

Dans les deux stations, on retrouve une évolution saisonnière identique à celle notée pour *Monodonta lineata* (DA COSTA) : forte croissance estivale,

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)					
		7	9	10	11	12	13-14
21 septembre au 2 novembre 1960	80	5,0		2,8	2,3	0,8	0,5
4 novembre au 4 janvier 1961	73		0,8	0,6	0,6	0,2	0,2
5 janvier au 1er mars	67			1,2	0,5	0,4	0,5
3 mars au 4 mai	35				1,7	1,1	0,8
5 mai au 14 juin	55		4,8	3,4	0,7	0,7	0,3
15 juin au 29 juillet	6				4,7	2,2	0,7
30 juillet au 20 septembre	26				1,2	0,9	0,7

TABLEAU 29. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), en trente jours, en millimètres, à Saint-Jean-de-Luz.

arrêt presque total en hiver, démarrage printanier, vite suivi d'un net ralentissement temporaire, avant l'accélération qui conduit aux valeurs de la belle saison.

L'examen se fera sur un plan identique à celui établi pour *Monodonta lineata* (da Costa). Il comprendra successivement l'étude de chacune des phases du cycle annuel; les observations seront données comparativement pour les deux stations.

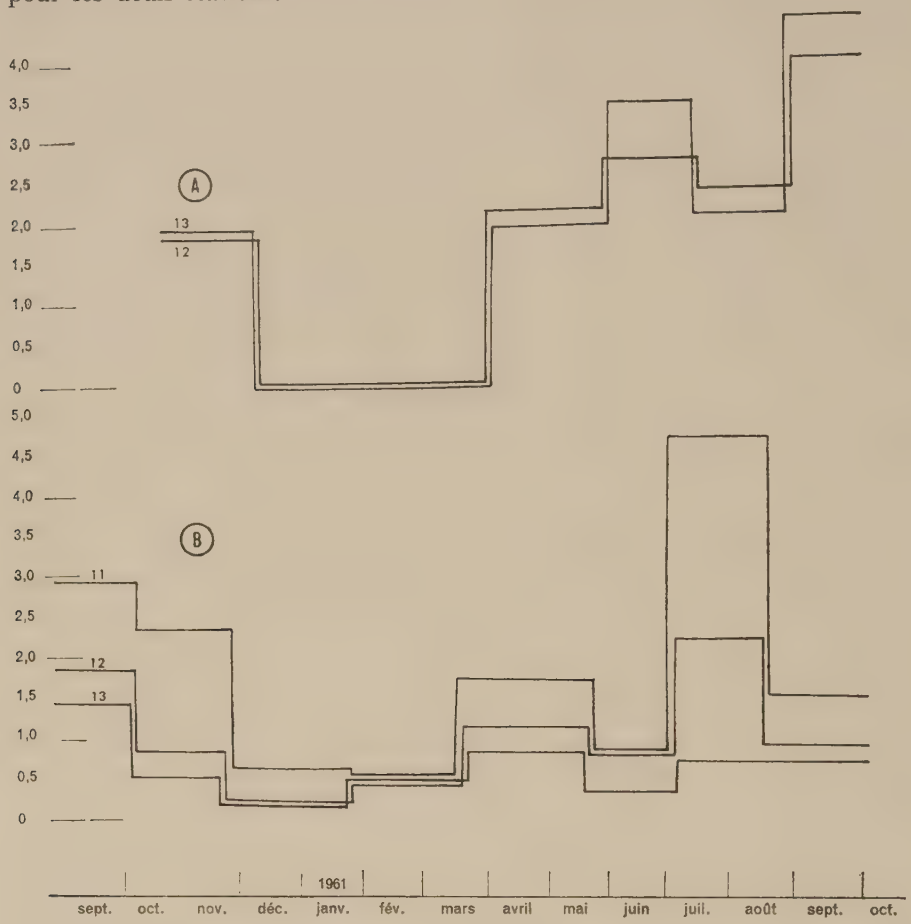


Fig. 21. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (da Costa). De haut en bas, à Wimereux (A) et à Saint-Jean-de-Luz (B). En ordonnée, valeur de la croissance pour trente jours, en millimètres. Pour chaque station plusieurs tracés sont donnés, chacun d'eux correspond aux animaux d'une classe de taille. La valeur de celle-ci (diamètre de la coquille, en millimètres) est indiquée au-dessus de l'extrémité gauche des lignes.

A. — Démarrage printanier de la croissance.

A Wimereux, on note, pour les animaux mis en expérience à la mi-mars, une croissance bien supérieure à celle de l'hiver. A la période défavorable,

pour les classes les moins touchées, l'accroissement était inférieur ou égal à deux dixièmes de millimètre, il devient pour la période couvrant les mois de mars et avril, supérieur à deux millimètres, soit dix fois la valeur précédente.

La date réelle de cette reprise ne peut guère être antérieure à notre expérience car les valeurs hivernales, presque nulles, ne peuvent guère inclure de données concernant des jours de forte croissance. Si, par contre, le démarrage était postérieur à notre visite de la mi-mars, il ne serait pas possible de s'en rendre compte. Aussi il est seulement permis de penser que cette reprise de la croissance se fait au plus tôt le 15 mars et a de fortes chances d'être légèrement postérieure à cette date.

A Saint-Jean-de-Luz les observations ont été faites au début du mois de mars. Mais il faut noter que les résultats obtenus pour la période précédente étaient déjà en hausse sur les valeurs minimales de l'hiver. Il est donc permis de penser que ce démarrage de la croissance est nettement antérieur au début du mois de mars, et doit être fixé dans la seconde quinzaine de février.

Ainsi, un écart de un mois semble exister entre le démarrage de la croissance à Wimereux et à Saint-Jean-de-Luz.

En valeur absolue, comme en valeur relative, l'accélération de la croissance est moins importante à Saint-Jean-de-Luz qu'elle ne l'est à Wimereux. Dans la station basque, les proportions entre les valeurs notées pour la fin de l'hiver et le printemps vont du simple au double; ceci est loin des proportions notées pour Boulogne qui allaient de un à dix. Cependant cette observation est atténuée par le fait qu'à l'arrêt, presque total, de la croissance, observé à Wimereux, à la saison froide, correspondent, au Pays Basque, des valeurs qui, quoique faibles, sont relativement bien supérieures. Mais cette compensation n'est pas tout à fait suffisante puisque les valeurs printanières qui s'échelonnent de 2,2 millimètres à 1,2 millimètre à Wimereux, s'établissent entre 1,7 et 0,8 millimètre à Saint-Jean-de-Luz.

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps et au début de l'été.

Il a été établi que le démarrage de la croissance subissait un écart de un mois entre Boulogne et Saint-Jean-de-Luz. Il semble que l'apparition de la chute printanière du taux d'accroissement se produise avec un décalage identique, soit, au mois de mai, à Saint-Jean-de-Luz et, en juin-juillet, à Wimereux.

Les observations concernant la mise en évidence des motifs de ce ralentissement ont été menées de la même façon que pour l'espèce précédente. Les conditions climatiques ou l'alimentation ne semblent pas être en cause.

L'examen des gonades n'a pas apporté une réponse aussi nette que dans le cas de *Monodonta lineata* (da Costa). A Wimereux, nous avons trouvé l'activité des glandes sexuelles limitée à la période s'étendant de juillet à octobre, tandis que, à Saint-Jean-de-Luz, elle n'est apparue ralentie que de janvier à mars. Ces dates peuvent être rapprochées de celles auxquelles se produit le ralentissement de la croissance. Dans les deux cas, la période de ralentissement correspond à celle où la reprise du cycle génital est déjà bien avancée.

C. — Période de forte croissance estivale.

Les valeurs de la croissance pour trente jours, en été, s'échelonnent, à Wimereux, de 4,0 millimètres à 1,7 millimètre pour les échantillons des classes de taille de 12 à 18 millimètres; tandis que, à Saint-Jean-de-Luz, elles vont de 4,7 à 0,7 millimètres pour les classes de 11 à 13 millimètres.

Le rapprochement des données des classes 12 et 13 millimètres pour lesquelles des résultats existent dans les deux stations, donne 4,0 et 4,5 millimètres dans la station du Pas-de-Calais, contre 2,2 et 0,7 millimètres sur la côte basque.

Ces deux groupes de valeurs rappellent les résultats obtenus au sujet de la valeur annuelle. Il avait, en effet, été noté alors, que les *Gibbula umbilicalis* (da Costa) septentrionales se caractérisent par la persistance d'un taux de croissance important chez des animaux ayant dépassé les classes de grandes fréquences.

D. — Passage à la période de repos hivernal.

Les minima hivernaux s'échelonnent, au Pays Basque, entre 0,8 et 0,2 millimètre pour les classes de 9 à 13 millimètres. A Wimereux, leurs valeurs sont bien inférieures puisque l'on a 0,2 millimètre, soit le quart de la donnée basque, pour la classe 9 millimètres; la même valeur est notée pour les classes 10 et 11 millimètres; on a 0,1 millimètre, pour la classe de 12 millimètres, 0,04 millimètre, pour la classe 13 millimètres (pour laquelle on avait noté 0,2 à Saint-Jean-de-Luz) puis, pour les classes supérieures, des valeurs presque nulles ou nulles.

Ainsi, la saison la plus froide se manifeste, dans la station du Pas-de-Calais, par un arrêt presque total de la croissance pour les animaux d'une taille supérieure à 13 millimètres et par des valeurs notablement plus faibles que celles observées au Pays Basque, pour les autres animaux.

3° Étude comparée de la croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi) sur la côte bretonne et sur la côte basque.

Gibbula pennanti (Philippi) s'est révélé être un matériel très défavorable pour notre travail. C'est la seule des espèces traitées pour laquelle le nombre des animaux retrouvés en fin d'expériences ait été considérablement réduit. Il y a trois raisons à cela. Tout d'abord, elle est localisée dans le bas de la zone des marées, de ce fait, une partie des exemplaires descendant quelque peu plus bas que le niveau des chantiers échappe ensuite à la récolte. La seconde raison est sa localisation, en Bretagne, dans les prairies de Phéophycées, la recherche y est plus aléatoire que sur le rocher. Enfin, au Pays Basque, la mer est fréquemment agitée; si, en une seule occasion il a été difficile de parvenir jusqu'aux chantiers, la récolte des animaux marqués n'en a pas moins été très souvent gênée par l'agitation de la surface de l'eau.

La conséquence de ces difficultés a été le petit nombre de spécimens récoltés; les lots n'ont que rarement dépassé une quinzaine d'échantillons, parfois ils sont tombés à moins de dix. Cela a été un gros inconvénient pour l'étude des variations saisonnières et a interdit des observations aussi précises que celles faites sur les autres espèces. Aussi ces observations seront d'ordre plus général. Elles ne concerneront que la répartition des périodes de forte et de faible croissance. Toutefois, la grande opposition observée entre les stations bretonnes et les stations basques quant aux valeurs de la croissance annuelle totale se manifestera ici avec autant d'importance.

A. — Stations bretonnes.

Dans les stations bretonnes de Dinard-Saint-Enogat, de Roscoff-Roc'h Iliévec et de Cléder-Ann'Annec, la croissance, à peu près nulle en décembre et en janvier, reprend très légèrement dès le mois de mars (Tableaux 30, 31 et 32; fig. 22 et 23). Elle s'établit alors, selon les classes, entre un minimum de quelques dixièmes de millimètre et un millimètre. Au cours de la période incluant le mois d'avril, un saut plus important est accompli et des valeurs supérieures à deux millimètres sont atteintes par les exemplaires de 12 millimètres, dans les deux stations du Finistère. Les échantillons de taille supérieure n'ont encore, à cette saison, qu'une croissance plus limitée en valeur absolue bien que la reprise soit déjà perceptible par rapport aux valeurs notées pour la période précédente. Dès le mois de

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)					
		8	9	10	11	12	13-14
28 février au 14 avril 1960	19		1,2	0,9	0,7	0,6	1,1
15 avril au 10 juin	13		3,9	3,4	3,3	2,8	2,3
10 juin au 12 juillet	10		7,7	6,7	3,8	2,3	2,3
13 juillet au 5 septembre	13			6,8	5,2	4,1	4,7
6 septembre au 21 octobre	10			6,0	2,7	2,0	0,3
22 octobre au 17 décembre	11			1,0	0,7	0,6	
18 décembre au 14 février 1961	40		0,06	0,06	0,02	0,01	0
16 février au 31 mars	46	0,1	0,9	0,7	0,2	0,1	0,05
2 avril au 29 mai	6				1,6	1,1	1,1

TABLEAU 30. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula pennanti*, en trente jours, en millimètres, à Dinard, Saint-Enogat, Les Vidés

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)						
		10	11	12	13	14	15	16
26 octobre au 20 décembre 1960	12			0,5	0,4	0,2	0	
21 décembre au 18 février 1961	10			0,05	0,05	0,02	0,05	
19 février au 4 avril	16			0,9	0,4	0,4	0,2	
5 avril au 31 mai	8		2,8	3,1	1,6	0,5		
1er juin au 15 juillet	15	5,5	4,3	5,2	3,3	1,6	0,1	0,9
15 juillet au 29 août	4			2,5	3,9	1,3	0,2	
31 août au 12 octobre	10			8,2	2,7	0,9	0	

TABLEAU 31. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula pennanti*, en trente jours, en millimètres, à Roscoff.

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)					
		10	11	12	13	14	15
26 octobre au 20 décembre 1960	14		0,6	0,5	0,1	0,2	
23 décembre au 17 février 1961	12			0,05	0	0	
18 février au 3 avril	18		0,5	0,7	0,4	0,1	
5 avril au 1er juin	11			2,5	1,6	0,7	0
2 juin au 14 juillet	12		7,1	6,7	1,6	1,1	0,5
16 juillet au 29 août	21		7,8	6,9	6,2	0,2	0,7
30 août au 13 octobre	9	6,1	4,5	2,2	1,9	1,9	

TABLEAU 32. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula pennanti*, en trente jours, en millimètres, à Cléder, Ann'Annec.

juin et jusqu'au mois de septembre s'établissent de fortes valeurs atteignant — en particulier pour les plus petites classes de taille — jusqu'à six ou huit millimètres en trente jours. La période de ralentissement temporaire de la croissance observée chez *Monodonta lineata* (DA COSTA) et *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), dans le cours du printemps ou au début de l'été, aurait lieu, pour *Gibbula pennanti* (PHILIPPI), de la mi-juillet à la mi-août,

sur les côtes du Finistère. On la note par exemple, sur les tableaux, pour la classe 14, à Cléder ou pour la classe 12, à Roscoff. Nous ne la retrouvons pas pour toutes les classes de taille. Ceci n'est pas surprenant. En effet, intervenant beaucoup plus tardivement, ce phénomène, au lieu de coïncider avec les croissances moyennes du printemps, se superpose aux très fortes valeurs de l'été. Il n'est pas étonnant, dans ces conditions, qu'il soit le plus souvent compensé par l'accélération de ces fortes croissances et n'appa-

Fig. 22. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi), à Dinard-Saint-Enogat, Pointe des Vidés. En ordonnée, valeur de la croissance pour trente jours, en millimètres. Trois tracés sont donnés. Chacun d'eux correspond aux animaux d'une classe de taille. La valeur de celle-ci (diamètre de la coquille, en millimètres) est indiquée à l'extrémité gauche des lignes.

raisse plus que de façon irrégulière. Ainsi, à Cléder, il ne figure que pour la classe 14 millimètres; c'est une classe assez âgée, pour laquelle le niveau de la croissance n'est pas très élevé; le ralentissement s'y fait donc immédiatement sentir. Par contre, pour les classes de 12 et 13 millimètres, qui sont des classes de forte croissance, le ralentissement saisonnier est totalement masqué par l'accélération de la croissance.

B. — Stations basques.

Au Pays Basque, l'ordre de succession des diverses phases de forte et de faible croissance est identique à celui observé jusque-là pour les autres espèces ou pour les autres stations de *Gibbula pennanti* (Philippi)

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille en millimètres)			
		9	10	11	12
21 septembre au 2 novembre 1960	30		1,3	1,6	
4 novembre au 4 janvier 1961	10		0,02	0,3	
6 janvier au 1er mars	9	2,2	0,4	0,6	0,3
3 mars au 4 mai	26		3,2	2,3	1,7
5 mai au 14 juin	40	5,2	0,8	0,4	0,3
15 juin au 29 juillet	13		0,3	0,1	
30 juillet au 20 septembre	9		1,3	0,9	0,7

TABLEAU 33. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula pennanti*, en trente jours, en millimètres, à Saint-Jean-de-Luz.

(Tableaux 33 et 34, fig. 23). Ce schéma théorique présente cependant pour les stations de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) de la côte basque une caractéristique nouvelle : c'est le fait que le maximum annuel de la croissance ne se situe pas en saison estivale, comme cela était le cas jusque-là pour

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille)			
		9	10	11	12
10 août au 20 septembre 1960	27	3,0	1,0	0,2	0
21 septembre au 3 novembre	14	0,1	0,3	0,1	
5 novembre au 3 janvier 1961	4		0,01	0,05	
4 janvier au 1er mars	8		0,4	0,6	
3 mars au 3 mai	30		1,5	0,7	0,7
4 mai au 13 juin	59		3,2	0,6	0,9
16 juin au 28 juillet	11		0	1,0	0,04
30 juillet au 22 septembre	3		1,2	1,2	

TABLEAU 34. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula pennanti*, en trente jours, en millimètres, à Socoa.

Monodonta lineata (DA COSTA), pour *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) et surtout pour les populations bretonnes de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI). Le maximum de la croissance pour cette espèce à Saint-Jean-de-Luz et à Socoa a lieu au printemps. La reprise printanière, après l'arrêt hivernal, se déroule de la même façon que pour les populations bretonnes. Elle débute avant la fin du mois de février, ainsi qu'en font foi les valeurs, nettement en hausse, observées dans la période qui prend fin dans les tout premiers jours de mars. En valeur absolue, elle peut atteindre un niveau identique

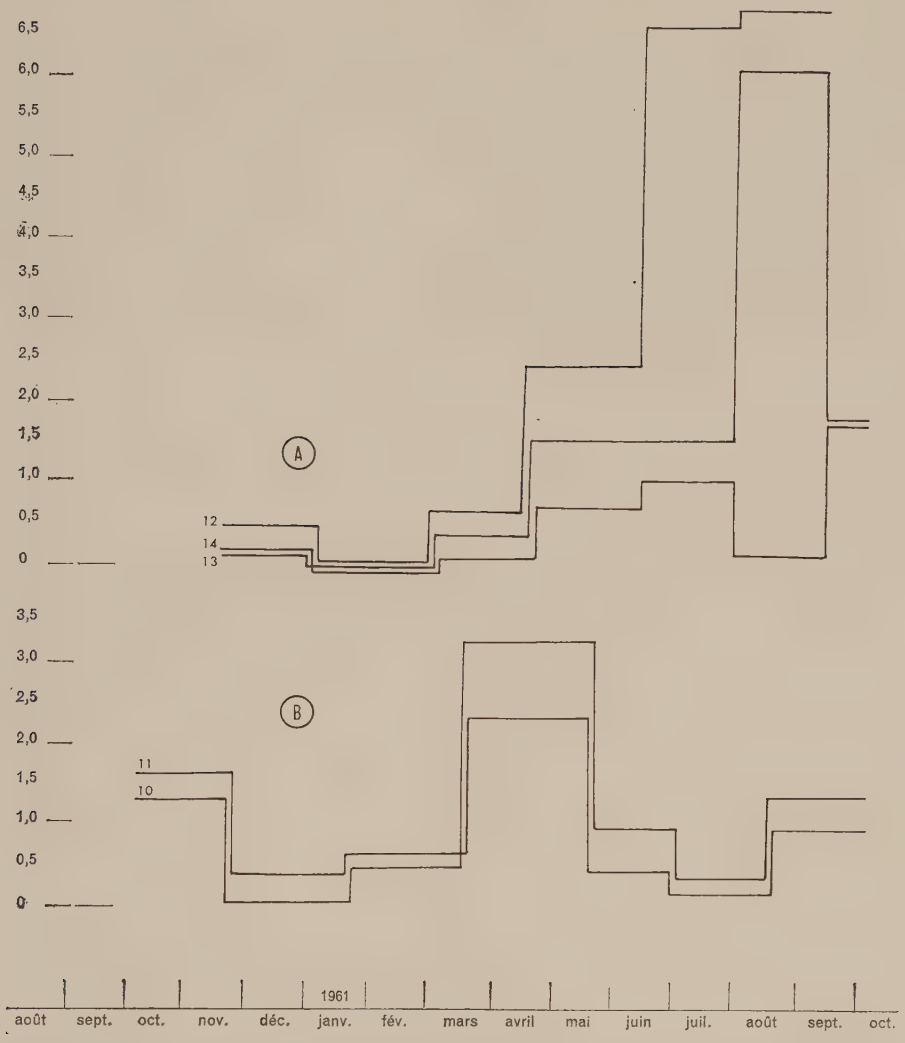


FIG. 23. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI). De haut en bas, à Cléder et à Saint-Jean-de-Luz. En ordonnée, valeur de la croissance pour trente jours, en millimètres. Pour chaque station plusieurs tracés sont donnés, chacun d'eux correspond aux animaux d'une classe de taille. La valeur de celle-ci (diamètre de la coquille, en millimètres) est indiquée à l'extrémité gauche des lignes.

à celui noté à Roscoff et à Cléder, soit deux ou trois millimètres. Cette accélération n'est que temporaire et le ralentissement dû à la maturation des éléments sexuels lui succède. Mais après celui-ci il ne se produit pas, dans les populations de *Gibbula pennanti* (Philippi) du Pays Basque, une reprise aussi importante que celles qui avaient été notées jusque-là. Cette seconde accélération printanière est très modérée, elle est inférieure à la première. Jamais, au cours de l'été, les animaux n'auront une croissance aussi forte que celle du début du printemps. Si l'on compare les valeurs de l'accroissement en août et septembre, en Bretagne, d'une part, et, au Pays Basque, d'autre part, le contraste est net; à des valeurs de cinq ou six millimètres s'opposent des valeurs de un ou deux millimètres seulement. Les fortes différences, constatées précédemment entre le niveau annuel de la croissance chez *Gibbula pennanti* (Philippi) en Bretagne et sur la côte basque, sont essentiellement le résultat de l'inégalité de la croissance estivale des animaux bretons et basques. Les valeurs de la croissance notées pour les autres périodes de l'année sont très voisines dans les deux régions. Ainsi, construit sur le même schéma que le cycle annuel des autres espèces, le cycle de la croissance saisonnière des populations basques de *Gibbula pennanti* (Philippi) s'en distingue par un maximum annuel printanier. Il est important de remarquer que cette opposition caractérise non pas l'espèce *Gibbula pennanti* mais seulement les populations basques de cette espèce dont les populations bretonnes ont un maximum estival.

4° Croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula cineraria* (Linné)

La croissance de la coquille de *Gibbula cineraria* (Linné) n'a été suivie qu'à Dinard (Tableau 35, fig. 24). Les observations montrent, après l'hiver, une reprise printanière progressive. Les plus fortes valeurs se situent au mois de mai. Après ce maximum le ralentissement se fait, de façon continue, tout au long de l'été et de l'automne, pour aboutir aux valeurs minimales du mois de janvier.

La date exacte du démarrage printanier de la croissance est difficile à fixer. Il semble qu'il ne soit pas précoce. Il ne se fait pas sentir pour les expériences s'étendant du 17 décembre au 14 février 1961 qui fournissent les plus faibles résultats notés. Pour la période suivante, portant sur la seconde quinzaine de février et sur le mois de mars, les valeurs notées ne sont encore que de quelques dixièmes de millimètre. En mars-avril, nous avons des valeurs bien supérieures puisqu'elles atteignent, et même dépassent, deux millimètres. Ces dernières valeurs sont des intermédiaires vers celles du mois de mai; on note alors, du 15 avril au 9 juin, un taux de croissance pour trente jours de 4,6 millimètres pour les échantillons de la classe 8 millimètres, cependant que les valeurs obtenues pour les autres classes sont supérieures à deux millimètres. Mais ces fortes valeurs sont de courte durée. La période couvrant la seconde quinzaine de juin et la première quinzaine de juillet est déjà en très forte régression; elle est approximativement équivalente à celle du mois de mars. Ce ralentissement se poursuit ensuite par étapes régulières. Ainsi la classe 9 millimètres que nous prendrons pour exemple passe successivement de 3,9 millimètres de croissance pour trente jours, au mois de

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)						
		7	8	9	10	11	12	13
28 février au 14 avril 1960	22	4,0		2,1	1,7	1,9	0,7	1,2
15 avril au 9 juin	16		4,6	3,9	2,5	2,9	1,0	2,7
10 juin au 12 juillet	19			1,9	2,4	0,9	1,7	1,4
13 juillet au 4 septembre	37			0,7	0,8	1,2	0,6	0,3
5 septembre au 20 octobre	24			0,4	0,05	0,05	0,02	
22 octobre au 17 décembre	29		1,0	0,1	0	0	0	
17 décembre au 14 février 1961	38		0,06	0,02	0,02	0	0,03	
16 février au 31 mars	30	0,6	0,3	0,4	0,2	0,07		

TABLEAU 35. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Gibbula cineraria*, en trente jours, en millimètres, à Dinard, Saint-Enogat, Les Vidés.

mai, à 1,9 millimètre, en juin-juillet, à 0,7 millimètre en août, à 0,1 en novembre, pour atteindre, enfin, la valeur minimale de 0,02 en janvier (1).

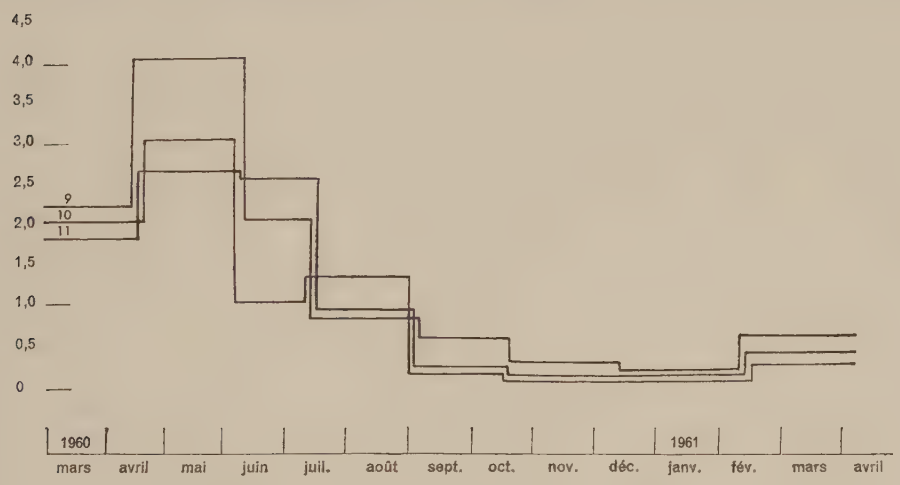


FIG. 24. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula cineraria* (LINNÉ), à Dinard-Saint-Enogat, Pointe des Vidés. En ordonnée, valeur de la croissance pour trente jours, en millimètres. Trois tracés sont donnés. Chacun d'eux correspond aux animaux d'une classe de taille. La valeur de celle-ci (diamètre de la coquille, en millimètres) est indiquée au-dessus de l'extrémité gauche des lignes.

(1) Cette valeur moyenne infime traduit l'existence d'individus n'ayant subi aucun accroissement et de quelques individus s'étant très faiblement accrus.

V. Fretter et A. Graham (1962) indiquent que *Gibbula cineraria* (Linné) se reproduit toute l'année (Plymouth). De l'examen de gonades effectué à chacune de nos visites il ressort qu'effectivement nous avons trouvé, à tous nos passages, un fort pourcentage d'animaux ayant des ovules bien développés. Ces observations n'ont pas porté sur un assez grand nombre de spécimens pour qu'il soit possible d'estimer si une période de diminution d'activité existe à une quelconque saison. Aussi, l'observation d'une accentuation temporaire du ralentissement de la croissance, pour la période du 10 juin au 12 juillet, concernant la seule classe 11 millimètres ne peut-elle être mise qu'avec doute en relation avec le cycle sexuel.

5° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) en diverses stations des côtes françaises.

Trois groupes de stations ont été étudiés. Le premier réunit les localités des côtes du Nord de la France, ce sont le Gris-Nez et Boulogne-sur-Mer. Le second concerne la région de Dinard, les populations choisies sont celles de différents niveaux cotidaux à la Pointe du Moulinet, à Dinard. Enfin

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)						
		4	5	6	7	8	9	Toutes classes
16 mars au 24 avril 1960	42		1,5	1,6	1,5	1,6	0,6	1,5
25 avril au 8 juillet	25		1,0	2,0	0,8	1,0	0,6	1,1
9 juillet au 5 octobre	8		4,2			1,2	0,2	0,6
5 octobre au 24 novembre	43	2,0	1,9	2,0	1,7	1,4	0,9	1,8
25 novembre au 20 janvier 1961	32		1,3	1,4	1,3	0,4		1,2
21 janvier au 15 mars	72	1,6	1,4	1,4	1,0	0,8		1,3
16 mars au 16 mai	68	0,7	0,8	0,7	0,9	0,2	0,3	0,7
17 mai au 29 juin	46	0,3	0,4	0,4	0,1			0,4
30 juin au 12 août	46	0,2	0,4	0,6	0,2	0,3		0,5
13 août au 28 septembre	45	0,9	1,1	1,0	0,8			1,0

Tableau 36. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi), en trente jours, en millimètres, au Gris-Nez.

le troisième groupe comprend les stations de la côte du Finistère, la Pointe de Bloscon à Roscoff et le lieu-dit Ann'Annec au nord de Cléder (Tableaux 36 à 42, fig. 25).

L'examen global du rythme suivi par la vitesse de croissance dans l'ensemble des stations montre une nette similitude entre les cycles annuels des diverses populations. On observe une période de forte croissance en novembre et décembre. Une baisse intervient ensuite. Celle-ci est en partie compensée par la reprise printanière, à la suite de laquelle un ralentissement progressif amène aux minima estivaux. Ce cycle est valable pour toutes les stations, mais, l'examen détaillé de chacune des populations amène à constater un certain nombre d'écarts. Ces écarts sont des valeurs anormalement élevées ou anormalement basses perturbant l'évolution de la vitesse de croissance. Chacun d'eux est localisé dans l'espace et dans le temps. Localisé dans l'espace car il se manifeste dans une station précise, sans que les autres stations, même les plus voisines, en soient touchées. Localisé dans le temps car leur durée est limitée. Ils apparaissent à l'une de nos visites, mais ne sont plus perceptibles à la visite suivante. Ils intéressent toutes les classes de taille du chantier. Ils ont été figurés sur les graphiques (en pointillé, pour les poussées de croissance; en points alignés verticalement pour les déficits).

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)								
		5	6	7	8	9	10	11	12	Toutes classes
4 octobre au 22 novembre 1960	36		0,8	2,3	1,7	2,4	1,1	1,3		1,8
23 novembre au 18 janvier 1961	77	1,8	1,9	2,2	1,6	1,6	1,3	1,7	2,7	1,8
19 janvier au 14 mars	85	2,6	2,6	2,5	2,1	2,0	1,9	1,6		2,3
16 mars au 15 mai	64	2,1	1,6	1,4	1,6	1,5	1,6	1,3	1,3	1,5
17 mai au 28 juin	12		0,9	3,0	0,9	0,6	0,6			0,9
29 juin au 12 août	23	0,9	1,2	1,0	1,0	0,3				1,0
13 août au 28 septembre	9	1,9	0,3	1,8	0,8		0,2			1,2

TABLEAU 37. — Valeurs moyennes de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI), en trente jours, en millimètres, à Boulogne-sur-Mer, Fort de la Crèche.

Pour rendre les comparaisons plus faciles, les graphiques concernant l'ensemble des stations de *Littorina saxatilis* (OLIVI) ont été simplifiés. Au lieu de représenter plusieurs classes de taille, chacune par une ligne, il a semblé utile de ne tracer qu'une seule ligne. Elle représente la *vitesse moyenne pour les individus de toutes classes de taille.* Cette donnée a été obtenue à partir des valeurs individuelles et non à partir des moyennes par classe

déjà connues. En pratique, le total de toutes les valeurs individuelles mesurées sur un chantier, pour une période précise, a été divisé par le nombre de spécimens. La valeur moyenne ainsi obtenue a été ensuite ramenée à son équivalent pour trente jours pour tenir compte de la durée variable des diverses expériences.

***

Les paragraphes successifs étudieront la période de forte croissance automnale, puis le ralentissement hivernal et la brève reprise de croissance de la fin de l'hiver. Ils envisageront ensuite la baisse progressive de la vitesse de croissance, peu après le début du printemps, et enfin l'étagement des valeurs estivales en fonction du caractère plus ou moins septentrional des stations.

A. — Période de forte croissance automnale.

C'est au cours des mois d'octobre, de novembre et de décembre que se produit le plus fort accroissement de l'année. Dans les stations du Nord de la France, les valeurs maximales de la croissance pour trente jours, pour

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)						
		3	4	5	6	7	8	Toutes classes
28 février au 12 avril 1960	22	0,2	2,0	2,6	2,8			2,4
15 avril au 10 juin	63		0,6	0,4	0,3	0,4		0,4
10 juin au 13 juillet	42		0,4	0,4	0,2	0,08		0,3
14 juillet au 4 septembre	67	0,6	0,6	0,5	0,4	0,2	0,2	0,4
4 septembre au 19 octobre	56	1,0	1,4	1,7	1,9	0,5	0,06	1,3
20 octobre au 17 décembre	46	1,4	1,8	2,3	2,0	1,4		1,9
17 décembre au 14 février 1961	78		1,9	1,7	1,6	1,1	0,9	1,4
15 février au 31 mars	73		1,3	1,5	1,3	1,0	0,6	1,1
1er avril au 28 mai	15		0,5	0,4	0,7	0,4		0,5
29 mai au 10 juillet	51	0,4	0,5	0,5	0,2	0,1	0	0,4
11 juillet au 25 août	44	0,3	0,3	0,3	0,1	0,1	0,06	0,3
27 août au 10 octobre	34		0,7	1,1	0,7	0,3	0,06	0,7

Tableau 38. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi), en trente jours, en millimètres, à Dinard, Les Vidés, niveau supérieur.

les individus de toutes tailles, s'établissent alors à 1,8 millimètre. Dans la région de Dinard, nous avons trois chantiers de niveau cotidal différent : une station de niveau supérieur à la Pointe des Vidés, à Saint-Enogat; une station de niveau élevé et une station de niveau moyen, toutes deux à la Pointe du Moulinet. Les valeurs observées du 20 octobre à la mi-décembre, pour ces trois stations, s'échelonnent selon leur position sur le rivage. La station la plus élevée a une valeur très voisine de celles observées dans les stations du Nord de la France, 1,9 millimètre. La station suivante, celle des niveaux élevés du Moulinet, a une croissance de 1,4 millimètre. Enfin le troisième chantier, celui situé le plus bas, a une croissance de 1,0 millimètre (1). On retrouve ici l'échelonnement des valeurs de la croissance en fonction du niveau cotidal, déjà noté au sujet de la croissance annuelle totale. A Roscoff-Roc'h Iliévec la croissance, pour trente jours, pour la période du 26 octobre au 20 décembre, pour toutes classes de taille, s'établit à 1,2 millimètre; tandis que, à Cléder, elle est de 1,7 millimètre.

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)					
		3	4	5	6	7	Toutes classes
11 juin au 10 juillet 1960	28	0,6	0,3	0	0	0	0,2
15 juillet au 1er septembre	80	1,0	1,2	0,7	0,1	0	0,9
2 septembre au 19 octobre	82	0,9	0,8	0,6	0,4	0,2	0,7
20 octobre au 16 décembre	64		1,7	1,4	0,8		1,4
16 décembre au 12 février 1961	20		0,8	1,0	1,1		1,0
13 février au 31 mars	68		1,7	1,2	1,3		1,2
1er avril au 28 mai	27		1,0	0,8	0,6	0,8	0,8
29 mai au 11 juillet	58	0,5	0,6	0,3	0,05	0	0,4
12 juillet au 24 août	47	0,7	0,7	0,2	0,5	0	0,5
25 août au 11 octobre	63	2,3	1,2	0,6	0,3	0	0,8

TABLEAU 39. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI), en trente jours, en millimètres, à Dinard, Pointe du Moulinet, niveau élevé.

(1) Toutefois il faut signaler l'accroissement anormal, par son excès d'importance, observé au cours de la période précédente, sur ce chantier de niveau moyen, le plus bas étudié pour *Littorina saxatilis* (OLIVI). Les autres étapes du cycle de ce chantier se déroulant très parallèlement avec le cycle des autres chantiers, il ne semble pas qu'on puisse interpréter cette augmentation anormale comme une précocité de la saison de forte croissance. Le fait qu'elle ne se produise pas à nouveau l'année suivante en indique d'ailleurs l'aspect exceptionnel.

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables pour chaque période		Classe de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)						
		3	4	5	6	7	8	Toutes classes
12 juin au 10 juillet 1960	25		0,1	0,05	0,4	0,5	0,4	0,4
16 juillet au 1er septembre	51	0,4	0,9	1,1	0,9	0,6	0	0,7
10 septembre au 17 octobre	50		1,9	1,5	1,4			1,7
20 octobre au 15 décembre	36	0,7	1,2	1,1	0,3	0,4		1,0
16 décembre au 12 février 1961	41		0,7	0,4	0,3			0,5
13 février au 31 mars	69	1,8	0,8	0,6	1,0	0	1,5	0,6
1er avril au 28 mai	36		0,6	0,3	0,4	1,6		0,4
29 mai au 11 juillet	47	0,6	0,3	0,08	0,3	0,4		0,2
12 juillet au 24 août	18	0,6	0,4	0,2	0,2	0,1		0,3
25 août au 11 octobre	29	0,3	1,1	0,3		0		0,7

TABLEAU 40. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI), en trente jours, en millimètres, à Dinard, Pointe du Moulinet, niveau moyen.

Les valeurs de la croissance automnale notées dans les trois domaines géographiques étudiés ne traduisent pas une nette influence de la localisation en latitude des stations. Les différences locales, entre chantiers s'opposant écologiquement, sont apparues plus fortes que les différences entre les régions de climats différents.

B. — Ralentissement hivernal de la croissance.

A la suite des fortes valeurs de l'automne se produit un ralentissement assez net qui correspond aux semaines les plus froides de l'année. Toutefois ce n'est qu'un ralentissement, car, si dans toutes les stations, les valeurs moyennes de la croissance en trente jours baissent de deux à six dixièmes de millimètre (à l'exception de Boulogne-sur-Mer où le taux de la période précédente se maintient), il faut noter que la croissance demeure cependant à un niveau très important. Elle est supérieure ou égale à un millimètre pour les stations du Nord de la France et pour les stations de niveau élevé de Dinard, ainsi qu'à Cléder-Ann'Annec; elle se situe aux environs d'un demi-millimètre, à Dinard, au niveau moyen, et à Roscoff. On peut remarquer qu'outre les stations du Pas-de-Calais, les chantiers où se maintiennent les taux de croissance les plus forts sont, soit à un niveau élevé, soit dans une localité calme, deux caractères facilitant l'installation de conditions sai-

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)								
		4	5	6	7	8	9	10	11	Toutes Classes
26 octobre au 20 décembre 1960	38		1,8	1,6	1,5	1,3	0,5	0,2	0	1,2
21 décembre au 18 février 1961	49		1,4	1,3	1,1	0,7	0,2	0,2	0	0,7
19 février au 4 avril	56	0,8	0,3	0,3	0,3	0,2	0	0		0,3
5 avril au 31 mai	46		0,5	0,6	0,4	0,2	0,2	0,3		0,4
1er juin au 15 juillet	52		0,2	0,4	0,3	0,3	0,1	0,04		0,3
16 juillet au 30 août	43		0,6	0,2	0,05	0,1	0	0	0,2	0,1
31 août au 12 octobre	47		0,7	0,4	0,1	0,1	0	0,1		0,2

TABLEAU 41. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI), en trente jours, en millimètres, à Roscoff.

sonnières hivernales. Dans toutes les stations, ces valeurs de la croissance sont encore parmi les plus fortes observées dans l'année, et très voisines du

Dates de marquage et de récolte et nombre d'échantillons mesurables		Classes de taille (Diamètre de la coquille, en millimètres)								
		5	6	7	8	9	10	11	12	Toutes Classes
27 octobre au 22 décembre 1960	46			2,4	1,3	1,8	2,1	0,9	0,9	1,7
23 décembre au 17 février 1961	38			1,6	1,1	1,1	1,1	0,5		1,1
18 février au 3 avril	42		1,2	1,2	1,1	1,0	0,8	0,1	0,1	0,8
5 avril au 1er juin	46	1,3	1,6	1,1	1,1	1,1	0,6	0,3		0,9
2 juin au 14 juillet	56	3,2	1,0	0,4	0,7	0,4	0,1	0,03	0,06	0,3
16 juillet au 29 août	57			0,5	0,4	0,3	0,2	0,04	0	0,3
30 août au 13 octobre	44	0,9	1,6	1,5	0,9	1,2	0,5	0,04	0,1	0,8

TABLEAU 42. — Valeur moyenne de la croissance du bord de l'ouverture de la coquille de *Littorina saxatilis* (OLIVI), en trente jours, en millimètres, à Cléder, Ann'Annec.

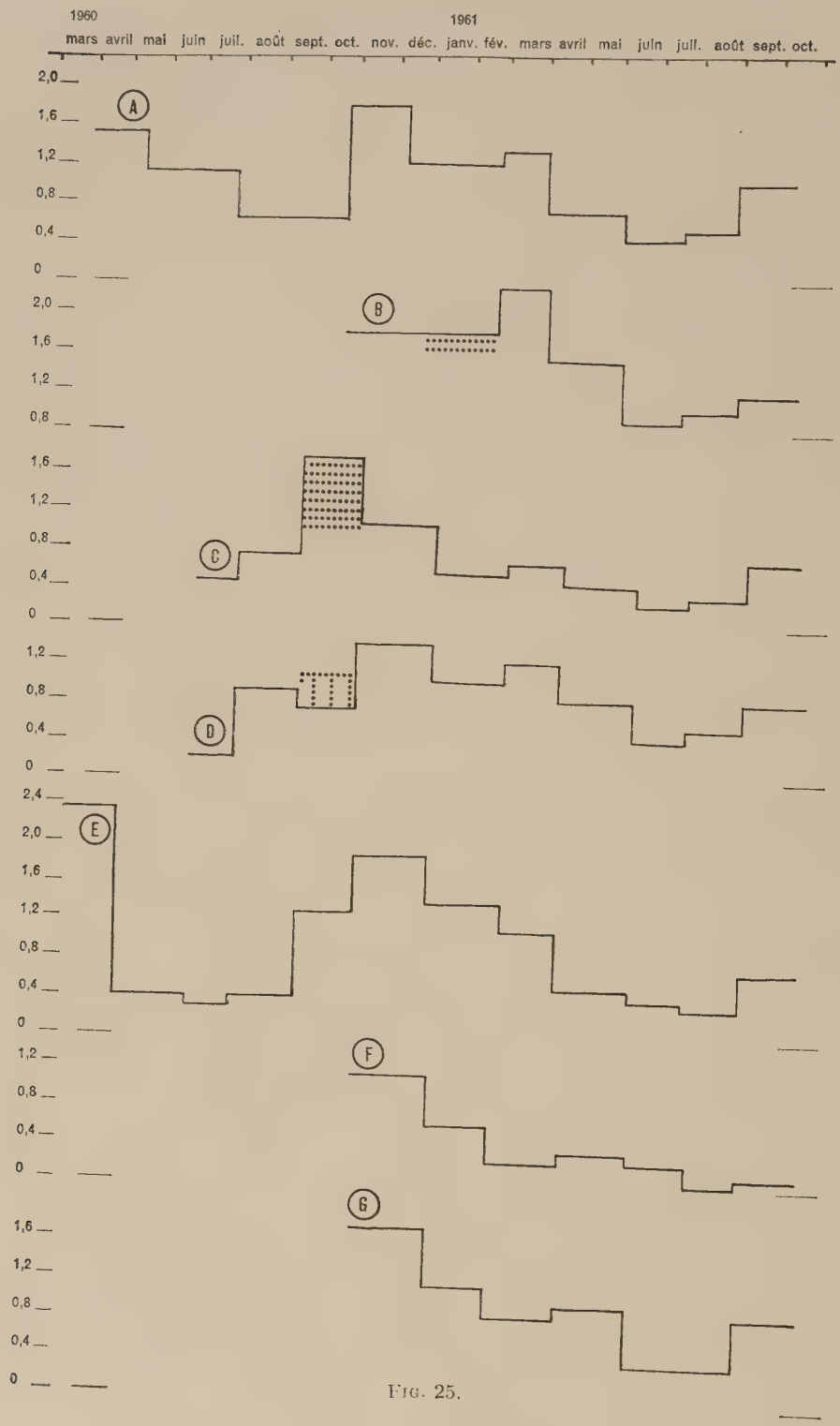

1960
1961
mars avril mai juin juil. août sept. oct. nov. déc. janv. fév. mars avril mai juin juil. août sept. oct.
A
B
C
D
E
F
G

FIG. 25.

maximum annuel noté à la période précédente. Ainsi, après un maximum automnal de la croissance, s'observe, dans toutes les stations prospectées, une légère baisse hivernale.

C. — Brièveté de la reprise de la croissance à la fin de l'hiver.

Chez *Littorina saxatilis* (Olivi) l'accélération printanière de la croissance n'est ni importante, ni générale, ni de longue durée. Elle n'est pas importante, en effet, la valeur de la croissance pour trente jours, calculée pour l'ensemble des classes de tailles, n'augmente qu'exceptionnellement de plus de trois dixièmes de millimètre; Boulogne est la seule station où cette accélération atteint un demi-millimètre. Elle n'est pas générale, les populations chez lesquelles elle n'a pas été observée sont trop nombreuses pour être considérées comme des exceptions, ainsi au chantier de niveau supérieur de Dinard, comme à Cléder et à Roscoff (1), on note une baisse. Cette reprise n'est pas de longue durée; dans l'ensemble des chantiers, après avoir été notée pour la période incluant le mois de mars, elle est suivie immédiatement d'une longue période de ralentissement, qui se poursuit, sans discontinuité, jusqu'aux valeurs minimales de l'été.

D. — Baisse progressive de la vitesse de croissance, peu après le début du printemps.

La vitesse de croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) va en diminuant, du mois d'avril au mois de juillet, dans toutes les régions examinées (2). Pendant cette longue période les résultats, qui se succèdent, apportent des valeurs de la croissance de plus en plus faibles. Elles aboutissent aux minima estivaux.

E. — Étagement des valeurs estivales en fonction du caractère plus ou moins septentrional des stations.

L'accroissement, en trente jours, pour toutes classes de taille, est respectivement de 0,5 et 1,0 millimètre au Gris-Nez et à Boulogne-sur-Mer, pour la période incluant le mois de juillet et la première quinzaine d'août 1961.

(1) Il est à noter, toutefois, pour les deux stations finistériennes, que cette baisse temporaire est suivie, en avril-mai, d'une hausse, hausse que l'on pourrait considérer comme une reprise printanière plus tardive. La position géographique de ces stations cadre, assez mal, avec cette interprétation.

(2) Nous avons indiqué dans la note ci-dessus qu'une accélération temporaire se manifestait en avril-mai à Cléder et à Roscoff. Elle constitue une exception à la régularité de la baisse observée en avril.

Fig. 25. — Variations saisonnières de la vitesse de croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi). De haut en bas, au Gris-Nez (A), à Boulogne-sur-Mer (B), à Dinard, niveau moyen (C), niveau élevé (D) et niveau supérieur (E), à Roscoff (F) et à Cléder (G). (En ordonnée, valeur de la croissance, pour trente jours, en millimètres.) Dans ce tableau c'est la valeur moyenne pour toutes classes de taille qui a été donnée.

Il est, à Dinard, de 0,3 millimètre ou 0,5 millimètre, selon le niveau cotidal des chantiers, de la mi-juillet à la fin août. Pour Roscoff et Cléder il s'élève à 0,1 et 0,3 millimètre, entre la mi-juillet et la mi-août. L'énoncé de ces résultats dans l'ordre géographique des stations montre un échelonnement des valeurs en fonction de la situation des localités. Ainsi, il semble que pour la saison la plus chaude de l'année le taux de croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi) demeure plus important, en valeur absolue, dans le Nord de la France qu'en Bretagne. Le caractère septentrional de certaines stations serait donc un avantage pour les populations de cette espèce dont le rythme de la croissance estivale demeurerait appréciable à la saison des plus fortes chaleurs, tandis que dans les stations de climat plus méridional l'accroissement serait plus réduit.

Conclusion du chapitre

Les observations, qui ont fait l'objet des deux premiers chapitres, consacrés à la valeur de la croissance annuelle de la coquille et à la longévité des animaux, ont permis de noter d'importantes différences entre les populations des diverses espèces étudiées, selon les conditions climatiques ou écologiques auxquelles elles étaient exposées. Par contre, il n'a pas semblé que les valeurs absolues, notées dans l'un ou l'autre cas, varient beaucoup d'une espèce à une autre. De toutes façons, ces variations spécifiques se sont révélées beaucoup moins importantes que les variations écologiques. Il n'en est pas de même pour le présent chapitre qui étudie le rythme saisonnier de la croissance. Les observations concernant des variations écologiques y tiennent beaucoup moins de place que celles notées entre groupes systématiques différents. C'est pourquoi, dans cette conclusion, les diverses espèces de *Trochidae* feront l'objet d'un premier paragraphe tandis que *Littorina saxatilis* (Olivi) sera traitée dans le second.

1. — *Cycle de la croissance saisonnière chez les quatre espèces de Trochidae.*

Pour toutes ces espèces on observe un minimum hivernal de la croissance suivi d'une reprise printanière. Pour les autres périodes de l'année les différentes espèces, ou populations de celle-ci, présentent des caractères particuliers. Le cycle typique se poursuit, après le minimum hivernal et l'accélération printanière, par un ralentissement momentané correspondant à la saison de maturation des glandes génitales. Viennent ensuite les valeurs maximales de l'été. C'est le cycle qui est suivi par *Monodonta lineata* (da Costa), par *Gibbula umbilicalis* (da Costa) et par les populations bretonnes de *Gibbula pennanti* (Philippi). Pour les autres animaux étudiés on constate des modifications plus ou moins importantes de ce cycle de base. Ainsi, les populations basques de *Gibbula pennanti* (Philippi) se caractérisent par un maximum annuel printanier dû au fait qu'après le ralentissement provoqué par la maturation des gonades, l'accélération est trop faible pour compenser ce ralentissement. Chez *Gibbula cineraria* (Linné), on a un cycle directement dérivé de celui des *Gibbula pennanti* (Philippi) basques. C'est une accentuation de la faiblesse de la croissance estivale. Pour cette espèce, après le démarrage printanier, le ralentissement

n'est pas momentané mais continu à travers l'été et l'automne jusqu'au minimum hivernal.

Il semble que ces divers types de cycles soient sous la dépendance du développement sexuel des animaux. En effet, la reproduction de certaines espèces *(Monodonta lineata, Gibbula umbilicalis, Gibbula pennanti)* est saisonnière tandis que celle de certaines autres *(Gibbula cineraria)* dure toute l'année. Mais parmi les premières la durée de la période de repos est très variable et est en relation avec les conditions climatiques subies *(Gibbula umbilicalis)*. La phase de l'activité sexuelle qui provoquerait le ralentissement de la croissance est la fin de la période de maturation des gonades. L'importance de son retentissement sur le taux de croissance dépend essentiellement de la valeur absolue de celui-ci au moment ou cette influence agit. Ainsi, chez *Monodonta lineata* (da Costa) et *Gibbula umbilicalis* (da Costa) elle se manifeste alors que la croissance vient juste de reprendre après l'hiver, aussi ses effets sont très nets. Par contre, chez *Gibbula pennanti* (Philippi), en Bretagne, elle est beaucoup plus tardive et se trouve contrebalancée par les très fortes valeurs déjà atteintes par la croissance. Pour *Gibbula cineraria* (Linné) qui se reproduit toute l'année, cette action continue est peut-être à l'origine du ralentissement qui marque la croissance estivale.

Un certain nombre de relations peuvent être notées entre les éléments du milieu extérieur et le cycle saisonnier de la croissance. La principale de ces relations concerne le démarrage printanier. En effet, pour une même espèce, il intervient plus ou moins précocement selon que la population est soumise à un climat plus ou moins méridional. Par contre, la fin de la période estivale de forte croissance semble indépendante des conditions climatiques. Ainsi, les populations de *Monodonta lineata* (da Costa) du Pays Basque, pour lesquelles le démarrage a été antérieur à celui des populations bretonnes, ont un ralentissement automnal lui aussi précoce. Il en est de même pour les populations bretonnes de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) dont les dates de début et de fin de la période de forte croissance sont plus précoces que celles des populations du Nord de la France de la même espèce.

L'influence extérieure se fait aussi sentir sur les valeurs absolues notées. Bien que la sécrétion coquillière ait lieu toute l'année, le taux hivernal de la croissance est beaucoup plus réduit dans certaines populations que dans d'autres; ainsi, en hiver, les *Gibbula umbilicalis* (da Costa) du Nord de la France sont presque à l'état de repos total tandis que celles des côtes basques ont un accroissement relativement important.

2. — *Cycle de la croissance saisonnière chez Littorina saxatilis* (Olivi).

Le cycle de la croissance de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) s'oppose à celui des différentes espèces de *Trochidae*. Alors que ces dernières ont un minimum hivernal, c'est en novembre et décembre que se situent, pour *Littorina saxatilis* (Olivi), les plus fortes valeurs annuelles. Alors que les premières ont, au moins typiquement, un maximum estival, c'est à la période la plus chaude de l'été que la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi) est à son taux le plus bas.

Ces maxima du début de l'hiver varient, en valeur absolue, en fonction des conditions écologiques locales (niveau cotidal, agitation), par contre, il ne semble pas que la position en latitude intervienne.

A la période la plus froide de l'année l'accroissement de la coquille est légèrement inférieur au maximum annuel. Contrairement à ce qui a été noté pour ce maximum il semble que cette valeur hivernale soit en étroit rapport avec la localisation en latitude des localités. Cela n'est pas étonnant car ce sont alors les températures les plus froides qui se manifestent. L'accroissement est d'autant plus grand que la station est nordique, située à un niveau cotidal élevé et protégée de l'agitation, tous caractères qui vont de pair avec un aspect climatique hivernal continental.

Les valeurs estivales de la croissance de la coquille sont les plus faibles de l'année. Elles s'échelonnent selon la localisation des stations en latitude. Encore fortes dans le Nord, elles sont plus faibles à Dinard et plus faibles encore à Roscoff et Cléder.

***

Le rapprochement, dans ce travail, d'un groupe de *Trochidae* et d'une espèce de *Littorinidae* a mis en évidence un rythme de croissance tout à fait différent dans l'un et l'autre groupe. Le premier comprend des espèces considérées, d'après leur distribution, comme étant à affinités septentrionales, c'est le cas de *Gibbula cineraria* (Linné) et *Gibbula umbilicalis* (da Costa), et d'autres de caractère plutôt méridional, ce sont *Gibbula pennanti* (Philippi) et *Monodonta lineata* (da Costa). Toutes ces espèces se sont, en fait, trouvées avoir plus de points communs entre elles qu'avec *Littorina saxatilis* (Olivi) dont la répartition est voisine, pourtant, de celle des espèces de *Trochidae* dites septentrionales. De l'examen de ces cycles annuels, il ressort que toutes les espèces de *Trochidae* citées ici doivent plutôt être considérées comme favorisées par la saison estivale. ce qui est un caractère méridional, tandis que *Littorina saxatilis* (Olivi), favorisée par la saison froide, serait plutôt d'affinités septentrionales. Toutefois, l'examen des résultats auxquels les auteurs ayant opéré sur d'autres espèces sont parvenus et l'extrême variété des cycles rapportés par eux (cf. Historique) incite à tempérer la rigueur de ces conclusions. Bien qu'ayant l'avantage d'avoir porté sur des populations souvent fort éloignées, ces observations ne couvrent néanmoins qu'un petit nombre d'espèces, et les domaines géographiques et écologiques considérés sont loin d'avoir l'extension de ceux habités par chacune des espèces. Par ailleurs, les données météorologiques diffèrent profondément d'une année sur l'autre. Les expériences de Loosanoff et Nomejko (1949) ont montré qu'il suffisait que l'eau dans laquelle les *Ostrea virginica* passaient l'hiver soit chauffée pour que la croissance ne présente pas l'arrêt hivernal normal aux animaux de cette espèce. Il est possible que des circonstances naturelles puissent exceptionnellement annuler des seuils biologiques habituels. Coe et Fox (1942) notent ainsi pour *Mytilus californianus* un ralentissement estival de la croissance lorsque la température dépasse 20°; mais il peut arriver que cette température ne soit pas atteinte, les animaux manifestent alors une croissance très forte (toutes les autres conditions étant optimales) à une saison où le minimum annuel est habituellement attendu. Le rythme de la croissance, en chaque saison, tend ainsi à être la résultante de diverses influences, influence de la température (variations et seuils), influence de la nourriture, influence du cycle sexuel.

CHAPITRE IV

ASPECT QUALITATIF DE LA CROISSANCE DE LA COQUILLE INFLUENCE DU MILIEU SUR LA MORPHOLOGIE DE LA COQUILLE DE *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI)

Sommaire

1° Le polymorphisme de *Littorina saxatilis* (Olivi).

2° Les divers aspects de la sculpture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) et leurs rapports avec le degré d'agitation de l'eau.

- A. — Définition des types de sculpture.
- B. — Relations entre le type de sculpture et le degré d'agitation de l'eau.

3° Étude du passage de la coquille juvénile à la coquille adulte de *Littorina saxatilis* (Olivi) variété *jugosa*.

- A. — Stations.
- B. — Animaux de la zone supérieure.
- C. — Animaux de la zone moyenne.
- D. — Observations.

4° Élevages et transferts d'adultes.

- A. — Élevages « *in vitro* ».
- B. — Expériences de transferts sur le terrain.
- C. — Observations.

5° Élevages « *in vitro* » de *Littorina saxatilis* (Olivi) juvéniles.

Conclusions du chapitre.

Les trois chapitres précédents ont envisagé l'aspect quantitatif sous lequel se manifestait l'influence du milieu sur la croissance. Le présent chapitre aborde l'aspect qualitatif de la formation de la coquille. Un certain nombre de travaux a déjà été publié au sujet du rôle éventuel du milieu sur la morphologie de la coquille de certaines espèces de Mollusques. Le compte rendu de ces travaux a fait l'objet de l'un des exposés historiques donnés au début de ce travail. Aucun de ceux-ci n'aborde une espèce pourtant très polymorphe, *Littorina saxatilis* (Olivi). Les variétés de celle-ci ont cependant été l'objet de recherches descriptives approfondies qui seront rappelées dans le premier paragraphe. Ce n'est que récemment que, la répartition de chacun des types morphologiques étant étudiée de plus près, on se rendit compte des rapports étroits existant entre certains aspects des animaux de cette espèce et divers éléments climatiques ou écologiques. Le deuxième paragraphe, qui rapporte ces résultats, est le dernier de ceux qui ont pour but d'introduire la série d'expériences tentées ici et qui constituent la partie originale de ce chapitre.

Les essais ont tous porté sur les rapports établis entre la sculpture des coquilles et l'agitation de l'eau; ils ont cherché à mettre en évidence une action directe et immédiate du milieu sur la morphologie des parties de coquilles nouvellement sécrétées, tant chez l'adulte que chez les formes juvéniles.

Ces expériences sont décrites dans trois paragraphes. Le premier étudie le passage de la coquille juvénile lisse à la coquille fortement sculptée; le deuxième rapporte une série d'essais de transferts et d'élevages d'adultes et le troisième traite des élevages de juvéniles au Laboratoire.

1° Le polymorphisme de *Littorina saxatilis* (Olivi)

Littorina saxatilis (Olivi) est une espèce très polymorphe. Cette variabilité porte aussi bien sur des caractères de la coquille que sur des caractères du corps de l'animal.

Le polymorphisme de la coquille a déjà été noté dans de nombreuses publications. Dautzenberg et Fischer (1912) sont les premiers à avoir tenté de coordonner, de hiérarchiser même, les nombreux aspects décrits soit précédemment, soit par eux. Une véritable monographie sur cette question a été intercalée par ces auteurs dans leur étude des « Mollusques provenant des campagnes de *l'Hirondelle* et de la *Princesse Alice* dans les Mers du Nord ». Les descriptions et les illustrations que renferme ce travail fournissent un important point de départ. Tout un cadre systématique de sous-espèces, de variétés et de variétés de couleur y est édifié qui se base sur les proportions générales des coquilles, sur l'allure et le nombre de tours de spire, sur l'épaisseur du test, sur la présence de côtes plus ou moins aiguës, arrondies ou aplaties, plus ou moins nombreuses, plus ou moins régulières, sur les variations de coloration qui vont du blanc au blanchâtre, au jaune, à l'orangé, au rouge, au gris, au brun, avec toutes sortes d'inter-

médiaires, la présence de taches, de lignes dont la disposition et la régularité fournissent elles-mêmes de nombreux aspects.

Cet inventaire, qui n'était pas loin d'être complet, était une première étape indispensable. Dans une seconde étape, E. Fischer-Piette, J .M. Gaillard, B.-L. James et C. Jouin ont eu pour but dans une série de publications (1960, 1961, 1963 et 1964) de décrire la répartition géographique et écologique de ces différents aspects et de déterminer dans quelle mesure il est possible d'établir un rapport entre certains éléments du milieu externe et certains aspects morphologiques de la coquille.

Ce travail est loin d'être achevé, toutefois, plusieurs observations d'ordre général s'en détachent.

a) Aux grandes différences qui se manifestent d'un individu à l'autre de *Littorina saxatilis* (Olivi) se superpose une non moins grande variabilité des populations entre elles. Il existe en effet des populations homogènes formées d'individus d'une seule variété, des populations mixtes formées de plusieurs variétés, parmi lesquelles il faut distinguer celles qui comprennent à la fois ces variétés et leurs intermédiaires et celles dont les intermédiaires sont absents. Enfin il existe des populations hétérogènes dans lesquelles de plus ou moins nombreuses variétés sont représentées.

Ces populations peuvent régner sur des domaines variables allant de régions géographiques étendues à des espaces limités à quelques dizaines de mètres carrés.

b) La distribution de certains types morphologiques semble correspondre à des domaines géographiques ou écologiques précis. De cet ordre d'observations est l'existence, en Galice, d'un type de coquilles dont les sillons intercostaux sont parcourus d'une ligne colorée (var. *lineata*). Cette région est encadrée de domaines étendus, dans lesquels, au fur et à mesure qu'on s'éloigne vers le Sud ou vers le Nord-Est, l'aspect *lineata* se dégrade, en particulier par interruption des lignes colorées (var. *interrupta*). L'existence en Galice d'un climat quelque peu septentrional, encadré de régions aux caractères plus méridionaux, peut être avancée comme explication. Un autre exemple est l'aspect plus ou moins costulé des coquilles selon le degré d'agitation de l'eau des stations qu'elles peuplent. C'est d'ailleurs cette observation qui sera la base de la partie expérimentale du présent travail. Mais il faut préciser que, l'une comme l'autre, ces deux hypothèses, concernant la répartition des aspects à linéoles colorées et à sculpture aiguë, se heurtent à l'existence d'exceptions qui viennent les battre en brèche.

c) Les résultats obtenus, comme les difficultés rencontrées, amènent à approfondir de plus en plus les observations en augmentant le nombre des points de comparaison, les observations anatomiques ou biologiques complétant les observations conchyliologiques. Ils conduisent, de plus, à envisager l'extension du domaine géographique considéré, mais là l'effort est de taille si l'on songe que *Littorina saxatilis* (Olivi) s'étend, en Europe, de la Nouvelle-Zemble aux Açores, en Amérique, de la côte septentrionale du Canada continental jusqu'au Sud du New Jersey et que plusieurs stations isolées existent en Méditerranée.

***

Les travaux ayant abordé l'étude des subdivisions internes de l'espèce *Littorina saxatilis* (Olivi), sous des aspects autres que celui de la coquille, sont ceux de C. Deyglun et de B.-L. James.

Dès 1955, C. Deyglun, dans un travail non publié, était amenée à conclure à la possibilité de l'isolement spécifique d'une forme classée par Dautzenberg et Fischer comme une sous-espèce de *Littorina saxatilis* (Olivi); il s'agit de *Littorina nigrolineata* (Gray). C. Deyglun se basait sur les faits suivants, mis en évidence par elle-même dans la région de Roscoff : *Littorina nigrolineata* (Gray) est ovipare alors que *Littorina saxatilis* (Olivi) est vivipare, ce qui entraîne des modifications anatomiques; l'ordre d'apparition de la maturité sexuelle, dans l'un et l'autre sexe, est différent dans les deux espèces; la morphologie des dents radulaires n'est pas la même dans les deux formes; les deux coquilles n'ont pas d'intermédiaires; leur distribution dans la zone cotidale est différente.

C'est un travail conçu dans le même esprit mais reprenant l'ensemble du groupe *Littorina saxatilis* (Olivi) sur de nombreux points des côtes de Grande-Bretagne qu'entreprend B.-L. James. Les résultats de ses travaux ne sont que partiellement publiés (Fischer-Piette, Gaillard et James, 1964 et James, 1964). Il a pu établir des coupures dans le vaste ensemble réuni sous le nom de *Littorina saxatilis* (Olivi). Celles-ci sont basées sur le nombre de glandes péniales, sur la disposition de ces glandes, sur la pigmentation du mufle et des tentacules céphaliques, sur les dimensions des coquilles embryonnaires et sur la morphologie des coquilles adultes. Malheureusement ce travail n'examine pas particulièrement le cas de *Littorina nigrolineata* (Gray). Par ailleurs les premiers essais semblent indiquer que les résultats de James ne s'appliquent pas directement aux animaux des côtes françaises. Les difficultés proviennent d'une variabilité plus grande, sur le continent, des types, reconnus en Angleterre, et de l'existence de types différents.

2° Les divers aspects de la sculpture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) et leurs rapports avec le degré d'agitation de l'eau.

Le présent travail n'abordera qu'un des aspects de la variabilité de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi), celui de la sculpture et de ses rapports avec le caractère plus ou moins agité du milieu. Il sera tout d'abord nécessaire de définir les différents aspects présentés par cette sculpture et de rappeler les observations faites au sujet de la répartition des populations présentant ces différents aspects.

A. — Définition des types de sculpture.

La sculpture de *Littorina saxatilis* (Olivi) est uniquement formée de côtes spirales, continues; la variabilité porte sur le nombre, la localisation, la régularité, l'importance du saillant de ces côtes. Elles peuvent être aiguës, arrondies ou coiffées d'un méplat. Elles sont l'un des caractères essentiels

pour l'établissement des sous-espèces ou variétés. Ce sont les noms de ces groupes systématiques qui nous serviront pour nommer les aspects de la sculpture utilisés ici.

a) *Rudis.*

Coquille particulièrement lisse, les côtes spirales peu nombreuses et peu marquées sont localisées, le plus souvent, à la partie inférieure et à la partie supérieure du tour; la partie équatoriale de celui-ci demeure alors lisse sur une grande hauteur.

b) *Rudissima.*

Cet aspect se caractérise par la présence, sur toute la hauteur du tour, de côtes faibles, nombreuses, souvent inégales en importance. Les intermédiaires avec la forme précédente sont nombreux et fréquents. Cette forme est très largement répandue.

c) *Jugosa.*

Il s'agit d'exemplaires ayant en général une taille réduite. Ils sont caractérisés par des côtes très saillantes, souvent aiguës, peu nombreuses. Cette sculpture présente des aspects intermédiaires avec la précédente par augmentation du nombre des côtes et amenuisement du saillant de celles-ci.

d) *Compressa.*

Les côtes sont élargies, séparées par des sillons profonds, aux flancs subverticaux. Parfois arrondi, le sommet des côtes est souvent aplati et parcouru par une légère cannelure axiale. Il faut citer ici l'existence d'une forme à laquelle la variété *compressa* a été rattachée par Dautzenberg et Fischer c'est la sous-espèce *nigrolineata*. Nous avons dit précédemment comment, se basant sur sa morphologie, sa biologie, sa répartition, C. Deyglun a abouti à la conclusion que cette forme se distinguait des autres populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) observées par elle dans la région de Roscoff. La proposition de C. Deyglun semble se limiter à la forme typique *Littorina nigrolineata* (Gray).

B. — Relations entre le type de sculpture et le degré d'agitation de l'eau.

Une étroite corrélation, entre les mouvements de l'eau (agitation ou courants) et le développement de la sculpture, a pu être établie en de nombreux cas. Ainsi, en Bretagne, sur les bords de la Rance (E. Fischer-Piette et J. M. Gaillard, 1960) aux points les plus abrités et en particulier dans toute la région amont règnent les *rudis*, à la sculpture réduite; aux endroits moins abrités, on rencontre des *rudissima* ou des *compressa*, tandis qu'à l'embouchure ou sur les avancées rocheuses balayées par les courants se trouvent les *jugosa* à la sculpture aiguë. En Espagne, dans la Ria de Vigo, sans que les deux types extrêmes soient aussi nettement représentés que

dans la Rance (1), l'évolution générale est la même. L'examen des populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) d'un grand nombre de points battus des côtes ibériques (E. Fischer-Piette, J. M. Gaillard et C. Jouin, 1961) ainsi que celui des populations des points abrités des côtes françaises et ibériques (E. Fischer-Piette et J. M. Gaillard, 1961) ne dénote que quelques exceptions, telles que Noja, en Espagne et Portimao au Portugal, à cette relation agitation-sculpture.

C'est la relation entre les divers types de sculpture et le degré d'agitation de l'eau qui est l'objet de la partie originale de ce chapitre.

L'expérimentation a été menée selon deux voies : au laboratoire, d'une part, sur le terrain, d'autre part. Elle a porté tour à tour sur les animaux adultes et sur les juvéniles, et a été réalisée dans les secteurs côtiers voisins des stations biologiques de Dinard et de Roscoff.

3° Étude du passage de la coquille juvénile à la coquille adulte de *Littorina saxatilis* (Olivi) variété *jugosa*.

A la sortie de la cavité palléale de sa mère, la jeune *Littorina saxatilis* (Olivi) porte une coquille absolument dépourvue de toute trace de costulation spirale. C'est le passage de ce type de coquille à la coquille aux côtes aiguës de la variété *jugosa* qui sera étudié dans deux chantiers, de niveau cotidal différent, de la Pointe du Moulinet. Nous aborderons successivement la description des stations puis celle des populations de chacun des deux chantiers.

A. — Stations.

Les observations ont été faites à Dinard, à la Pointe du Moulinet, à l'embouchure de la Rance. C'est une station de la côte ouverte, parcourue au surplus par les forts courants de marée qui pénètrent dans l'estuaire ou en sortent. Dans cette station, le rocher est modérément anfractueux, la couverture de petits Cirripèdes est très dense. Deux niveaux de récoltes ont été choisis, aussi distants verticalement que possible et aussi voisins d'aspect que possible. Le chantier supérieur est situé vers le haut de la zone densément couverte de *Chthamalus stellatus* Poli; le chantier inférieur, vers le bas de la zone densément couverte de populations mixtes de *Balanus balanoides* Linné et de *Chthamalus stellatus* Poli. A chacun de ces niveaux, une surface sans anfractuosités, légèrement déclive, a été sélectionnée. Pendant un cycle annuel, à des intervalles de quatre à six semaines, en période de vive-eau, des Littorines ont été récoltées. Dans le but de recueillir des spécimens juvéniles, les Cirripèdes ont été grattés, à chaque passage, sur un carré de un décimètre de côté. Les jeunes *Littorina saxatilis* (Olivi) ont été cherchées, à la loupe binoculaire, dans les débris de *Balanus* et de *Chthamalus*.

(1) Précisons que la variété *compressa* n'intervient pas dans la Ria de Vigo.

B. — Animaux de la zone supérieure (Niveau supérieur des populations denses de *Chthamalus stellatus* Poli).

La coquille des animaux nouveau-nés est lisse et a un demi-millimètre de longueur. Jusqu'à un millimètre, elle demeure translucide tandis que chez certains spécimens des costulations apparaissent. Leur relief est d'abord infime, il se développe progressivement. Le nombre des costulations n'est pas le même chez tous les individus. Il oscille entre quatre et dix. Lorsqu'il est réduit à quatre ou cinq côtes on reconnaît déjà dans leur disposition la forme *jugosa*. Par contre, chez les échantillons dont le nombre de côtes est plus grand, tant que ces côtes ont un relief peu marqué, l'apparence est tout à fait celle de la variété *rudissima*. Au-delà de un millimètre et jusqu'à environ trois millimètres de longueur la costulation apparaît chez tous les échantillons et va en s'accentuant, tandis que la coquille s'opacifie. Progressivement les côtes prennent leur contour aigu. Les spécimens chez lesquels elles sont nombreuses ne donnent plus du tout l'apparence *rudissima* mais plutôt un aspect intermédiaire entre cette variété et *jugosa*, aspect existant d'ailleurs à l'état adulte dans cette station. Cette coexistence, dès les formes les plus jeunes sur lesquelles la sculpture commence à se dessiner, d'échantillons appartenant strictement à la variété *jugosa* et d'autres ayant une tendance à s'en éloigner en direction de la variété *rudissima*, nous a incité à rechercher si le passage de l'un à l'autre de ces aspects pouvait être observé sur un même exemplaire. Malgré l'étude de nombreux lots souvent abondants il ne semble pas qu'il y ait de tels passages. Les animaux appartenant à l'un ou l'autre type sont reconnaissables dès l'apparition des premières ébauches de sculpture. Cependant le passage du milieu protégé que constitue le test des Cirripèdes au milieu extérieur met les Littorines plus directement en contact avec l'agitation de l'eau. On aurait pu s'attendre à ce que ce phénomène soit à l'origine d'un changement dans la sculpture des coquilles. Les individus de taille moyenne, dont les tours juvéniles sont intacts, ne montrent dans leur sculpture qu'une évolution vers la réalisation du type que l'on y devine dès l'apparition des premières traces de côtes. Les individus aux côtes peu nombreuses évoluent, par accentuation de ces côtes vers le type *jugosa* tandis que ceux qui en ont davantage s'en éloignent d'autant plus que leur costulation est plus dense et font partie de ce groupe des *jugosa atténué par augmentation du nombre des côtes.* Ainsi il semble que, même chez les juvéniles, il n'y ait pas de possibilité d'action du milieu sur le type de sculpture.

Parallèlement à l'évolution de la sculpture on assiste à une évolution de la coloration des coquilles. Brun-corné chez les juvéniles, elle passe, entre un et trois millimètres par une grande diversification de l'aspect coloré (coloration uniforme, systèmes variés de lignes plus ou moins complètes, plus ou moins régulières, en relation avec la sculpture ou bien tout à fait indépendantes de celle-ci). Les échantillons de teinte uniforme ne représentent alors qu'un cinquième des lots.

Au-delà de trois millimètres, les proportions des individus des deux catégories s'inversent. Il s'agit d'une évolution de la majorité des exemplaires pourvus d'un système de coloration, qui deviennent de teinte uniforme. Il ne s'agit pas d'une disparition ou d'un arrêt de la croissance de ces seuls exemplaires. (Cette disparition ou cet arrêt de la croissance donnerait en effet la prépondérance aux échantillons de teinte uniforme.) Ce sont les exemplaires dotés d'un système de coloration qui deviennent de teinte uniforme. Cette histoire demeure lisible, un certain temps, sur les tours juvéniles des animaux ayant quelques millimètres.

C. — Animaux de la zone moyenne (Niveau inférieur des populations denses et mixtes de *Balanus balanoides* Linné et *Chthamalus stellatus* Poli).

Les populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) de ce niveau sont identiques à celles du niveau supérieur. Toutefois l'apparition des premières traces de sculpture y est beaucoup plus précoce. Alors qu'au niveau des *Chthamalus* les individus de moins de un millimètre portant des traces de sculpture étaient rares, au niveau inférieur c'est la totalité des spécimens qui a atteint ce degré à une taille nettement inférieure, que l'on peut estimer à huit dixièmes de millimètre.

Les observations concernant la coloration des coquilles juvéniles et son évolution parallèlement avec la croissance sont identiques à celles notées précédemment.

D. — Observations.

Un caractère précis oppose de façon nette ces deux populations de *Littorina saxatilis* que ne séparent que quelques dizaines de mètres; l'apparition de la sculpture se fait plus précocement dans les populations du niveau inférieur. Dans ces dernières les animaux ne portant aucune trace de sculpture sont rares et de taille à peine supérieure à celle des animaux nouveau-nés. Ceci nous a incité à examiner de plus près les conditions précises dans lesquelles vivaient les deux groupes d'animaux.

Au niveau supérieur, les populations de *Chthamalus stellatus* Poli sont très denses, les individus jointifs. Cependant de nombreux individus morts demeurent en place, cratères béants dans lesquels se réfugient les jeunes *Littorina saxatilis* (Olivi) ainsi que cela est connu. Au cours des dix-huit mois pendant lesquels ont eu lieu les récoltes il n'y eut pas ou fort peu de fixation de Cirripèdes dans cette zone. Les décimètres carrés de terrain grattés demeurèrent nus. La ponte de la fin de l'été 1960 fut-elle nulle ou très faible ? Toujours est-il qu'aucune fixation n'intervenant, les emplacements vacants restèrent inoccupés. Ceci n'est peut-être pas rare et favorise l'existence de loges protectrices pour les jeunes Littorines.

Au niveau inférieur, il n'en a pas été de même. Au cours des deux printemps durant lesquels ces chantiers furent suivis, les espaces de roche dégarnis de Cirripèdes furent très rapidement recouverts; souvent dans le mois même qui suivait. De fait, un examen plus approfondi montrait qu'à ce niveau il n'y avait aucun test ouvert aux Littorines et que celles-ci étaient logées dans les espaces libres entre les Cirripèdes, dans les dièdres formés par deux tests voisins. C'est là une protection bien inférieure à celle proposée aux populations du chantier supérieur.

***

Ainsi, de l'examen de ces deux séries de prélèvements, effectués en deux points, d'une même déclivité rocheuse intercotidale, que ne sépare aucune discontinuité apparente, il ressort que, selon le niveau cotidal et les conditions locales qui y règnent, l'apparition de la sculpture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) est plus ou moins précoce. En première approximation, il semble que ce soit la rencontre de l'animal avec les conditions externes d'agitation qui provoque l'apparition de cette sculpture. Les

animaux du niveau inférieur, mis en contact plus précocement avec ce milieu, acquièrent ainsi plus tôt leur costulation que les animaux du niveau supérieur qui bénéficient plus longtemps de la protection des Cirripèdes. Des essais *in vitro* mettront cette hypothèse à l'épreuve.

Une autre conclusion provisoire résulte de l'étude des coquilles juvéniles. Dans l'un et l'autre des chantiers, il est apparu qu'une fois établi sur une coquille un type de sculpture est définitif. L'examen d'échantillons de taille moyenne a permis de suivre l'évolution de la costulation, de son apparition jusqu'à son achèvement, sur un certain nombre de spécimens de nos lots. Celle-ci se développe progressivement, avec régularité, sans que l'on constate aucun à-coup (or, la presque totalité de ces animaux, en particulier au niveau supérieur, doit à un moment donné de son existence passer d'une situation abritée à une situation exposée). Dès les premières ébauches le type de sculpture est reconnaissable. Il n'est jamais apparu qu'il se modifie ensuite autrement que dans le sens de sa réalisation. Le développement des côtes s'accentue, leur nombre et leur disposition ne varient pas. Il semble donc que le type auquel appartient l'animal ne puisse être remis en cause. C'est ce que des expériences chercheront à établir tant sur des juvéniles que sur des adultes.

4° Élevages et transferts d'adultes.

Le premier but de ces expériences est de répondre à la question : une fois qu'un type de sculpture est apparu sur une coquille est-il susceptible de modification sous l'influence du milieu extérieur ?

Les essais ont consisté à réunir, dans des conditions externes identiques, des lots d'origine différente, et, après quelques semaines, à comparer la sculpture des parties de coquille néo-formée et celle des parties plus anciennes.

Les expériences ont été menées selon deux processus. D'une part, des élevages au laboratoire ont permis de réunir, dans des conditions de vie, factices, mais identiques pour tous, des exemplaires de populations à caractères opposés. D'autre part, sur le terrain, des éléments autochtones et des éléments transférés ont grandi côte à côte pendant quelques semaines. Le marquage des animaux introduits a permis de les identifier avec assurance et de repérer les zones de la coquille formées depuis le déplacement. La croissance d'animaux de deux types différents a ainsi pu être comparée dans des conditions identiques pour l'un et pour l'autre.

A. — Élevages *« in vitro »*.

Les élevages d'adultes ont été réalisés dans des bacs de plastique de 25 centimètres de longueur sur 18 centimètres de largeur et 12 centimètres de hauteur. La nourriture a été fournie par introduction quotidienne dans les bacs de blocs rocheux prélevés sur la grève à un niveau habité par *Littorina saxatilis* (Olivi). Les essais d'autres régimes alimentaires (grattages de rocher, algues, fonds de cuvettes intercotidales) ont donné de moins bons résultats.

Ces élevages ont, en général, une durée, de trois à quatre semaines, suffisante pour que l'appréciation du type de sculpture des parties de coquilles récemment formées soit aisée.

Les essais suivants ont été réalisés :

1° Animaux de la Pointe du Moulinet (niveau élevé), de sculpture *jugosa*, ayant de 1,2 à 3,5 mm, mis en élevage du 25 mars au 9 avril 1963; ayant de 3,5 à 5 mm, mis en élevage du 25 mars au 9 avril 1963; ayant de 2,7 à 6 mm, mis en élevage du 11 juillet au 8 août 1963.

2° Animaux de la Pointe du Moulinet (niveau moyen), de sculpture *jugosa*, ayant de 1,2 à 5 mm, mis en élevage du 26 mars au 9 avril 1963.

3° Animaux de Dinard (Baie du Prieuré), de sculpture *rudissima*, ayant de 3 à 15 mm, mis en élevage du 13 au 25 avril 1963.

4° Animaux de Cancaval (dans la Baie de La Richardais), de sculpture *compressa*, ayant de 4 à 20 mm, mis en élevage du 12 au 24 avril 1963.

Ces expériences ont toutes donné un résultat identique. Quel que soit le type de sculpture des animaux mis en expérience, ce type se maintient dans les parties de coquille nouvellement formées. L'élevage dans des bacs, où toutes les conditions de calme sont réalisées, d'exemplaires récoltés sur des points agités et ayant une sculpture *jugosa*, typique de ces secteurs, n'a jamais provoqué chez ces animaux la formation d'une bande de coquille dans laquelle on puisse déceler la moindre atténuation de la costulation, la moindre tendance à la variété *rudissima*, caractéristique des points plus abrités. Il semble que les conditions de calme ne soient pas suffisantes pour provoquer une modification dans l'aspect morphologique de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi). Il faut noter cependant que l'élevage *in vitro* ne réalise que l'un des aspects des stations de mode protégé. Il est possible que la sculpture de *Littorina saxatilis* (Olivi) soit en relation avec un aspect secondaire des stations calmes (sédimentation, caractère particulier des eaux, élément biologique...).

B. — Expériences de transferts sur le terrain.

Les expériences sur le terrain ont sur les élevages *in vitro* l'avantage d'apporter de moindres perturbations aux conditions d'existence des animaux. En ce qui concerne les animaux qui font l'objet de ce travail, leur mise en route a rencontré de gros obstacles pour le repérage et l'identification des animaux de trop petite taille; ces difficultés nous ont contraint à renoncer à expérimenter sur les formes juvéniles. Les transferts dont il sera rendu compte ici ne concernent donc que des animaux adultes.

Le principe de ces essais a consisté à introduire, parmi une population d'un type morphologique déterminé, des animaux d'un type morphologique différent; le but étant de déterminer si les conditions extérieures étaient directement et immédiatement responsables de la morphologie observée, ce qui se serait traduit par un changement des caractères conchyliologiques des animaux introduits.

Le marquage du bord de l'ouverture de la coquille des animaux introduits a permis de comparer, à la fin de l'expérience, la partie de coquille formée dans ces nouvelles conditions et les parties anciennes réalisées dans celles de la station d'origine.

a) *Transferts d'animaux dans une station de mode agité.*

Une première série de transferts a consisté à introduire des échantillons de la variété *rudissima* (dont la sculpture légère est caractéristique des stations modérément agitées) dans des stations habitées par des populations de la variété *jugosa* (dont la sculpture aiguë caractérise les points exposés à l'agitation ou aux courants). Ainsi des animaux, ayant vécu jusque-là dans des stations modérément agitées et ayant un type de sculpture correspondant à ces stations, ont été amenés à vivre quelques semaines dans un milieu nettement agité.

Les essais suivants ont été réalisés :

1° Animaux de Roscoff (devant le Laboratoire), ayant de 7 à 12 mm, mis en expérience à Beg-en-Fry du 15 avril au 31 mai 1961.

2° Animaux de Dinard (Saint-Enogat, platier du Vidé), ayant de 7 à 10 mm, mis en expérience à Beg-en-Fry du 31 mai au 13 juillet 1961.

3° Animaux de Cancaval (les viviers), ayant de 7 à 15 mm, mis en expérience à Beg-en-Fry du 31 mai au 13 juillet 1961.

Les stations de Roscoff (devant le Laboratoire), Dinard (Platier des Vidés de Saint-Enogat) et Cancaval (dans les viviers) sont modérément exposées à l'agitation. Dans chacun des secteurs où elles se situent leur position est en retrait des points exposés à l'agitation même locale. Ce sont cependant des stations pleinement maritimes. Leurs populations sont formées d'animaux de taille moyenne dont la sculpture appartient nettement à la variété *rudissima*.

La station d'accueil, Beg-en-Fry, est située sur une côte très ouverte, très exposée à l'agitation. Les populations autochtones sont de la variété *jugosa*.

Les résultats des trois essais sont absolument nets : aucun changement ne peut être constaté dans la sculpture des animaux. Celle-ci ne manifeste aucune tendance à prendre les caractères des populations autochtones. Chaque animal continue à sécréter une coquille ayant le même aspect que celle qu'il sécrétait avant le transfert.

b) *Transferts d'animaux vers des stations moins exposées à l'agitation.*

L'expérience contraire à la précédente, consistant à introduire des animaux de stations battues, ayant une sculpture du type *jugosa*, parmi des populations à sculpture *rudissima*, sur des stations moins exposées que leurs stations d'origine, a aussi été tentée.

Les essais suivants ont été réalisés :

Série a :

1° Animaux de Dinard (Pointe du Moulinet), ayant de 4,5 à 8 mm, mis en élevage du 5 avril au 1er juin 1961 à Cléder-Ann'Annec.

2° Animaux de Dinard (Pointe du Moulinet), ayant de 3,5 à 5 mm, mis en élevage du 1er juin au 14 juillet 1961 à Roscoff-Roc'h Iliévec.

3° Animaux de Beg-en-Fry, ayant de 3,5 à 7 mm, mis en élevage du 19 avril au 14 juillet 1961 à Roscoff-Roc'h Iliévec.

Série b :

4° Animaux de Beg-en-Fry, ayant de 4 à 8 mm, mis en élevage du 19 avril au 2 juin 1961 à Roscoff (Ile Verte).

5° Animaux de Beg-en-Fry, ayant de 4 à 7 mm, mis en élevage du 20 avril au 2 juin 1961 à Roscoff (devant le Laboratoire).

6° Animaux de Dinard (Pointe du Moulinet), ayant de 3,5 à 6 mm, mis en élevage du 1er juin au 14 juillet 1961 à Cléder (point en retrait).

Pour ces séries d'essais, des animaux ont été recueillis à la Pointe du Moulinet (à Dinard) et à Beg-en-Fry. Ce sont deux stations exposées, la première à un fort courant, la seconde à l'agitation. Les populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) des deux stations appartiennent à la variété *jugosa*. Elles ont été déposées à Roscoff et à Cléder Ann'Annec, d'une part dans des points où l'agitation modérée de la localité peut se manifester, d'autre part dans des points des mêmes stations nettement protégés de l'agitation. Les animaux autochtones de la première série ont le type *rudissima*, ceux de la seconde, quoique rattachables à la même variété, ont une nette tendance à la variété *rudis* caractéristique des points très abrités.

Les résultats obtenus dans ces essais sont identiques à ceux rapportés pour les expériences de sens inverse. Aucune modification de la sculpture des coquilles n'intervient après ces déplacements. Aucune trace d'un amoindrissement du relief de la costulation ne peut être constatée. Le transfert d'animaux de sculpture *jugosa* dans des points calmes comme celui d'individus peu costulés dans des points battus ne peuvent suffire à provoquer une modification du type de sculpture de la coquille précédemment établi.

c) *Transferts d'animaux de la variété compressa.*

Les deux séries d'expériences décrites dans les paragraphes précédents concernaient des animaux des variétés *jugosa* et *rudissima* dont la répartition semble dépendre nettement de l'agitation de l'eau. Un troisième type de sculpture a fait l'objet d'une série d'essais; c'est le type *compressa*. Les limites de son extension et ses exigences écologiques sont mal connues. Ses affinités avec la sous-espèce *nigrolineata*, que plusieurs caractères isolent de l'ensemble *Littorina saxatilis*, ont été rappelées précédemment. Cette forme semble, au moins dans la région de Dinard, se cantonner dans les secteurs côtiers de mode protégé.

Les essais suivants ont été réalisés :

1° Animaux de Cancaval (dans l'Anse de La Richardais), ayant de 7 à 17 mm, mis en élevage du 1er juin au 14 juillet 1961 à Cléder-Ann'Annec.

2° Animaux de Cancaval (dans l'Anse de La Richardais), ayant de 7 à 17 mm, mis en élevage du 1er juin au 14 juillet à Roscoff-Roc'h Iliévec.

3° Animaux de Cancaval (dans l'Anse de La Richardais), ayant de 7 à 17 mm, mis en élevage à Dinard (Pointe du Moulinet) du 27 août au 10 octobre 1961.

4° Animaux de Cancaval (dans l'Anse de La Richardais), ayant de 7 à 17 mm, mis en élevage à Beg-en-Fry, du 31 mai au 13 juillet 1961.

5° Animaux de Cancaval (dans l'Anse de La Richardais), ayant de 7 à 17 mm, mis en élevage à Cancaval (Pointe avancée), du 30 mai au 10 juillet 1961.

Tous les spécimens mis en expérience ont été récoltés à Cancaval, dans l'anse de La Richardais. C'est un point extrêmement abrité. Une partie des animaux a été transférée sur des points battus tels que la Pointe du Moulinet, Beg-en-Fry et la Pointe de Cancaval, localité très voisine de leur lieu d'origine, formée par une avancée rocheuse qui barrant en partie la Rance est léchée par de fort courants de marée. D'autres transferts ont été effectués dans des stations modérément agitées; ce sont celles de Roscoff-Roc'h Iliévec et de Cléder-Ann'Annec.

Ces essais ont abouti à un résultat analogue à ceux des deux séries précédentes. Aucune modification de la sculpture des coquilles n'a été constatée à la suite du séjour des animaux sur des points écologiquement différents de leur station d'origine.

C. — Observations.

Après un déplacement de quelques semaines, la coquille néo-formée a suffisamment d'importance pour qu'il soit possible d'en reconnaître le type de sculpture. Or celui-ci, dans tous les essais effectués ne manifeste aucun changement par rapport au type observé avant le déplacement de population. Il semble qu'un changement de milieu extérieur ne puisse pas provoquer de façon immédiate une modification de l'aspect de la sculpture de la coquille. Les résultats obtenus dans cette série d'expériences confirment les observations faites lors de l'étude des juvéniles. Il avait alors semblé que, même peu après ses débuts, la sculpture n'évoluait que dans le sens de la réalisation plus parfaite des côtes déjà ébauchées. Il n'était pas apparu qu'un exemplaire dont les premiers tours sont du type *jugosa*, puisse par multiplication du nombre des côtes, devenir ensuite *rudissima* ou même acquérir un aspect intermédiaire entre les deux variétés. De même les expériences de déplacement de populations ont montré que, quelles que soient les conditions extérieures qui leur sont imposées par les transferts, les exemplaires adultes poursuivent la réalisation de nouvelles parties de leur coquille semblables à celles qu'ils réalisaient auparavant. Ainsi, il ne semble pas qu'il y ait aucune malléabilité, il ne paraît pas qu'il y ait aucune possibilité de voir le type de sculpture de la coquille se modifier sous l'influence directe et immédiate du milieu extérieur.

5° Élevages « *in vitro* » de *Littorina saxatilis* (Olivi) juvéniles.

Ce sont de jeunes *Littorina saxatilis* (Olivi) récoltées dans des grattages de *Chthamalus stellatus* Poli sur le chantier du niveau élevé de la Pointe du Moulinet, à Dinard, qui ont été mises en élevage. La technique adoptée est la suivante. Après tri, à la loupe binoculaire, seuls les animaux, dont la coquille a une longueur inférieure à un millimètre et est indemne de toute costulation, sont conservés. Ils sont placés sur un bloc rocheux d'un volume approximatif de un décimètre cube, recueilli, dans l'heure même, sur la grève, à un niveau peuplé par *Littorina saxatilis* (Olivi); le bloc lui-même est mis dans un bac de 25 centimètres de longueur, 18 centimètres de largeur et 12 centimètres de hauteur. Lorsque les animaux ont commencé à ramper sur le rocher, l'eau est ajoutée avec précaution, de

façon à ce que les animaux ne soient pas entraînés, jusqu'à ce que le bloc soit à demi immergé. Après quelques tâtonnements, la solution, qui a semblé la meilleure, a consisté à laisser ensuite les bacs dans une salle, hors d'atteinte des rayons du soleil, non chauffée, en espaçant au maximum les manipulations. Ces conditions ont permis d'observer la croissance des coquilles; leur aspect est tout à fait normal. Il n'a toutefois pas été tenu compte de ces résultats pour une étude quantitative de la vitesse de croissance.

Les animaux ont été mis en élevage le 1er octobre 1963. L'état de la sculpture des coquilles a été examiné le 5 février et le 16 septembre 1964. Le compte rendu de ces examens est donné dans le tableau 43. Pour chacune des classes de taille considérées le nombre d'échantillons dont la sculpture peut être rapportée au type *jugosa*, au type *rudissima* ou à un état intermédiaire entre ces deux variétés, est indiqué.

Taille atteinte au 5 février 1964 (en millimètres)	État de la sculpture au 5 février 1964			
	lisse	*rudissima*	*jugosa* atténué	*jugosa*
1,0 à 1,5	8	—	—	—
1,5 à 2,0	12	10	9	1
2,0 à 2,5	1	2	2	—
2,5 à 3,0	—	—	—	1

Taille atteinte au 16 septembre 1964 (en millimètres)	État de la sculpture au 16 septembre 1964				
	lisse	*rudissima*	*jugosa* atténué par augmentation du nombre de côtes	*jugosa* atténué par moindre développement des côtes	*jugosa*
1,0 à 1,5	2	—	—	—	—
1,5 à 2,0	3	1	1	—	—
2,0 à 2,5	1	6	5	5	1
2,5 à 3,0	—	6	2	2	—
3,0 à 3,5	—	1	2	2	—
3,5 à 4,0	—	—	—	2	—
4,5	—	—	—	1	—

TABLEAU 43. — *Littorina saxatilis*, élevages *in vitro* de formes juvéniles.

L'examen du premier tableau, donnant les résultats observés après 4 mois d'élevage, dénote une grande variabilité de taille. En effet, les échantillons mis en élevage avaient entre 0,4 millimètre et un millimètre, or, en février, les tailles s'échelonnent entre un millimètre et trois millimètres et demi. La variabilité dans l'état atteint par la sculpture est aussi

grande. Elle est équivalente, quant à ses limites. à celle des populations libres. En effet, on rencontre à la fois, des exemplaires lisses et des exemplaires chez lesquels la sculpture *jugosa* est déjà bien réalisée. Cependant la proportion d'individus indiquant déjà une nette tendance au type *jugosa* est beaucoup plus importante parmi les populations rencontrées sur le terrain que parmi celles ayant effectué leur croissance *in vitro*. Il semblerait donc que l'observation, faite sur le terrain, qui avait permis de constater un retard dans l'apparition de la sculpture chez les animaux du niveau supérieur, mieux protégés contre l'agitation, dans leur plus jeune âge du moins, que ceux du niveau inférieur, se renouvelle ici. Il semble que les conditions de calme, réalisées par l'élevage *in vitro*, ralentissent l'apparition de la sculpture aiguë du type *jugosa*. Ce ralentissement est d'ailleurs très net sur les exemplaires de petite taille. La sculpture n'atteint un état de développement identique que sur des échantillons de dimensions nettement supérieures. Les figures 7 et 8 de la planche VII illustrent cette observation. Elles représentent des animaux ayant effectué leur croissance *in vitro*, à l'abri de toute agitation. Leur sculpture est, de beaucoup, plus modérée, malgré leur taille nettement supérieure, que celle des figures 2, 5 et 6 dont la croissance s'est effectuée sur le terrain.

Le second tableau confirme ces observations. Après une année d'élevage la majorité des animaux a atteint ou dépassé la taille limite pour laquelle, sur les chantiers d'origine, la sculpture de la coquille possède pleinement l'aspect définitif du type *jugosa*. Or, chez les animaux en élevage, cet état de sculpture n'est réalisé que chez un nombre restreint d'individus. Pour les autres animaux, ou bien un type de sculpture différent, le type *rudissima*, est apparu, ou bien un type intermédiaire entre *jugosa* et *rudissima* s'est instauré. L'observation faite précédemment au sujet des clichés de la planche VII peut être renouvelée ici : on n'observe une sculpture nette et comparable à celle des animaux recueillis dans la nature que sur des spécimens dont la coquille a déjà plusieurs millimètres (fig. 13 et 14), alors qu'à une taille inférieure à un millimètre (fig. 2 et 6) les exemplaires recueillis sur le terrain ont déjà une costulation bien développée.

Les expériences d'élevages d'animaux juvéniles, dans les conditions de calme que permettent de réaliser les expériences *in vitro*, n'ont pas permis d'obtenir la formation de coquilles du type de celles qui se forment, dans la nature, dans les points calmes. Elles ont seulement abouti à la formation de coquilles à sculpture plus ou moins atténuée. Une autre observation a trait au caractère plus tardif de l'apparition de cette costulation. Déjà l'examen de formes juvéniles récoltées sur le terrain avait montré que cette apparition est plus ou moins précoce selon les possibilités de protection contre l'agitation rencontrées par les animaux. L'élevage *in vitro* a, de la même façon, retardé cette apparition. Il semble donc que l'expérience naturelle réalisée à la Pointe du Moulinet et montrant l'opposition existant entre les animaux bénéficiant de l'abri des Cirripèdes et ceux exposés à l'agitation, et l'expérience d'élevage au Laboratoire apportent des résultats concordants. La prolongation de la période d'existence en milieu protégé va à l'encontre de la précocité de l'apparition de la sculpture. Cependant ces conditions de calme sont tout à fait insuffisantes pour obtenir de façon immédiate chez les adultes, comme chez les juvéniles, la persistance totale de l'absence de sculpture. Les caractères parentaux réapparaissent plus tardivement, sont plus longtemps atténués, mais ils sont déterminants.

Conclusion du chapitre

Littorina saxatilis (Olivi) est le plus polymorphe des Prosobranches intercotidaux des côtes européennes. De récentes publications ont amené à constater que la répartition de certaines variétés semblait obéir aux conditions climatiques ou écologiques. Les expériences dont le compte rendu a été fait dans ce chapitre ont trait aux rapports existant entre la distribution de quelques variétés et le degré d'agitation de l'eau dans les stations visitées. Elles portent plus particulièrement sur la variété *jugosa*, à costulation aiguë, qui peuple les points battus ou parcourus par des courants et sur la variété *rudissima*, à sculpture plus fine, qui habite les stations moins agitées.

Des transferts d'animaux, de l'un des types, dans des stations peuplées par des individus de l'autre catégorie, ont permis de constater qu'après leur installation les animaux continuaient de sécréter une coquille tout à fait identique à celle de la période de leur vie précédant le déplacement. De même, l'élevage en Laboratoire d'animaux originaires de stations battues n'a abouti à aucune diminution de leur costulation. Ainsi, il semble que le type de sculpture produit par l'animal ne soit pas modifiable chez l'adulte sous l'action directe et immédiate des conditions du milieu.

L'étude des coquilles juvéniles de deux niveaux cotidaux d'une station battue a montré que l'apparition de la sculpture était plus tardive au niveau supérieur, où les animaux avaient la possibilité de se réfugier dans les tests vides de Cirripèdes, qu'au niveau inférieur où ils sont plus précocement au contact de l'agitation de l'eau. Par ailleurs, l'élevage, au Laboratoire, de formes juvéniles, encore lisses, dont les parents ont une forte sculpture, permet d'observer, d'une part, une tendance à la réalisation d'un plus grand nombre de coquilles à sculpture atténuée, d'autre part, un net retard dans l'apparition de la costulation.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les divers aspects sous lesquels se présentent les populations animales ou végétales, qui peuplent la zone intercotidale, sont le résultat d'interactions d'éléments physico-chimiques et biologiques du milieu dans lequel elles vivent. Les publications des quarante dernières années, consacrées à l'écologie, ont déjà établi de nombreuses relations de dépendance entre ces éléments et l'état de prospérité présenté par des espèces données, dans des stations précises. Or l'état de prospérité d'une espèce peut être apprécié de multiples façons. On peut considérer ainsi, qu'une forte densité de population ou bien la présence d'animaux de grande taille, traduisent un état florissant, on peut aussi se fier à la pérennité des populations ou à leur aptitude à accroître le domaine habité par elles. Ces divers aspects ne sont en réalité que la traduction de phénomènes moins apparents. La forte densité vient-elle de pontes abondantes, de développements sans perte ou d'une grande longévité ? La grande taille des spécimens est-elle due à une croissance rapide ou à une longue existence ? Est-ce une forte résistance des adultes ou un bon rythme de reproduction qui assurent la pérennité des stations ? Il a paru intéressant de chercher à approcher de plus près les mécanismes qui permettent la réalisation des aspects constatés. C'est l'étude de la vitesse de croissance de la coquille qui a été le pivot de ces observations. Elle a été examinée sous deux aspects, valeur annuelle de la croissance et cycle saisonnier de cette croissance. La connaissance du premier de ces éléments, pour les animaux de plusieurs classes de taille, a permis d'établir la longévité des animaux des populations étudiées. Certaines relations entre ces trois données, *croissance annuelle*, *cycle saisonnier*, *longévité*, d'une part, et les éléments écologiques ou climatiques, d'autre part, ont pu être établies. Elles ont fait l'objet des trois chapitres consacrés respectivement à chacune d'entre elles.

Un élément de prospérité des espèces, plus rarement évoqué, est leur capacité à réaliser l'ensemble des variétés sous lesquelles elles ont la potentialité de se présenter; capacité qui est beaucoup plus grande dans les secteurs de l'aire de répartition où les conditions les plus favorables à leur existence sont réunies. Ceci m'a incité à réaliser quelques expériences sur les modalités selon lesquelles *Littorina saxatilis* (Olivi), espèce très polymorphe, réalise un de ses aspects particulièrement en rapport avec les stations de mode battu. Les résultats de ces essais ont fait l'objet du quatrième chapitre.

***

Chacun des quatre chapitres, passés en revue ci-dessus, ayant fait l'objet de conclusions partielles données directement à sa suite, les observations seront reprises ici isolément pour chaque élément climatique, physique ou biologique dont l'action a pu être notée. Le renvoi aux pages du texte sera fait en marge, afin de faciliter le recours aux détails de l'exposé.

59-84
0-138

***

Cet exposé abordera successivement l'examen des effets du niveau cotidal des populations, celui du rôle de l'agitation, l'influence de la situation des stations en latitude, enfin, celle d'éléments biologiques tels que la présence d'autres organismes ou les phénomènes sexuels des animaux eux-mêmes.

***

L'étude comparée de la croissance selon les niveaux cotidaux a été entreprise pour *Littorina saxatilis* (Olivi). Elle a permis de constater, pour
50-52 les populations de cette espèce, que les animaux avaient, d'une part, un rythme de la croissance de la coquille d'autant plus rapide que leur niveau était plus élevé, d'autre part, qu'à cette croissance rapide correspondait
77-79 une moindre longévité.

***

Le deuxième élément, dont l'intervention a paru importante, est l'agitation de l'eau. Son effet a pu être suivi sur plusieurs espèces. Pour *Monodonta lineata* (da Costa), les stations de mode abrité sont favorables,
37-41 la croissance s'y maintient, jusqu'à une plus grande taille, à un taux susceptible d'autoriser une augmentation notable des dimensions des animaux. Ceux-ci bénéficient, d'ailleurs, dans les stations calmes d'une plus grande
66-69 longévité. L'effet de la turbulence est donc négatif pour *Monodonta lineata* tant en ce qui concerne la vitesse de croissance, que pour la longévité. Cet effet est aussi négatif dans le cas de *Littorina saxatilis* (Olivi) *var. rudissima*,
52-57 pour qui la vitesse de croissance est plus forte dans les stations protégées. Mais le rapport entre l'agitation de l'eau et la longévité n'est plus le même. Alors que dans le cas de *Monodonta* l'agitation est néfaste à la longévité tout autant qu'à la vitesse de croissance, pour *Littorina saxatilis, var. rudissima*, les animaux des points calmes ont une croissance plus rapide mais
79-82 ils ont une vie moins longue. Les observations ayant porté sur des types morphologiques de cette espèce, autres que celui de la variété *rudissima*, montrent une hétérogénéité dans leur réponse à l'agitation. C'est ainsi que les animaux de Cancaval, station très protégée, qui appartiennent
54-56 à la variété *compressa*, ont une croissance plus rapide et une plus grande
83-86 longévité que ceux de la Pointe du Moulinet, parcourue de forts courants, qui appartiennent à la variété *jugosa*. Ainsi, si l'agitation semble néfaste à toutes les variétés pour la vitesse de croissance, elle ne l'est qu'à certaines d'entre elles pour la longévité.

***

Les expériences réalisées, sur le rôle éventuel de l'agitation sur la
123-138 morphologie, et plus précisément sur la sculpture de la coquille de *Littorina saxatilis*, semblent indiquer que les conditions calmes sont susceptibles de retarder l'apparition de la sculpture aiguë typique des points battus. Les conditions protégées peuvent atténuer de façon plus ou poins provisoire cette costulation. Elles ne permettent pas d'obtenir que les animaux, nés de parents fortement costulés, soient aussi finement sculptés que les animaux des populations autochtones des stations de mode abrité.

***

La position en latitude, le climat plus ou moins septentrional ou méridional des populations étudiées, apparaissent comme ayant des effets importants sur la croissance des animaux. Les comparaisons ont été faites entre des populations du Nord de la France, de Bretagne et de la côte basque. Les *Monodonta lineata* des populations bretonnes s'opposent à celles de la station basque de Socoa, premièrement, par leur taux de croissance moins
41-44 élevé, deuxièmement par une évolution très différente de la vitesse de la croissance au cours de la vie des animaux. En Bretagne, après une période de forte croissance, on observe un ralentissement progressif et continu. La disparition des échantillons coïncide avec l'annulation du taux de l'accroissement. A l'opposé, les animaux basques dont la croissance, pour les classes de petite taille, est légèrement moins forte, ont, tout au long de leur existence, un taux rapide; ils disparaissent alors que leur croissance est encore très forte en valeur absolue. La longévité varie dans des limites
69-71 très larges. Les animaux à forte croissance prolongée de la côte basque ont une disparition plus précoce que celle des animaux bretons.

Pour *Gibbula umbilicalis* (da Costa) dont la répartition géographique est plus septentrionale que celle de *Monodonta lineata* (da Costa), ce sont
44-45 les populations du Nord de la France dont la croissance et la longévité
71-72 sont favorisées par rapport à celles des populations basques.

On retrouve pour *Littorina saxatilis* (Olivi), autre espèce septentrionale, les influences favorables du climat froid sur l'importance de la croissance annuelle; ceci est particulièrement net dans les stations de mode protégé, tandis que, dans les stations de mode battu, la différenciation selon le climat est très minimisée. Par contre, on ne retrouve pas, pour *Littorina saxatilis*, l'avantage noté pour *Gibbula umbilicalis* d'une plus forte longévité des animaux des populations septentrionales. Il est apparu que c'est l'inverse qui se produit; les individus des populations du Nord de la
82-83 France ont une existence plus brève que ceux des stations bretonnes examinées.

Bien que le cycle de la croissance au cours des saisons ne semble pas différer selon les latitudes, les valeurs absolues, saisonnières, notées, sont quant à elles, influencées par la position géographique occupée par les populations. Dans leur majorité ces comparaisons ne fournissent que le reflet des relations déjà établies au sujet de la croissance annuelle. Leur rapprochement n'a donc pas un intérêt particulier puisque cette croissance a été étudiée. Cependant les populations de *Gibbula umbilicalis* du Pays Basque se sont révélées intéressantes par le fort taux de croissance qui se maintient pour elles durant l'hiver, alors qu'à la même saison celui-ci est
104 à peu près nul dans les stations du Nord de la France. Si l'on rapproche cette observation de celle concernant les plus fortes valeurs annuelles de la croissance qui sont justement celles des populations septentrionales, elle peut paraître imprévue. A la même saison, *Littorina saxatilis* a une réaction
116 inverse et ce sont les stations du Nord qui ont les valeurs de la croissance les plus fortes. Ce sont d'ailleurs ces populations qui, à la période estivale,
119-120 la plus défavorable en tous lieux pour cette espèce, ont encore la plus forte croissance.

Cette comparaison entre *Gibbula umbilicalis* et *Littorina saxatilis* n'est que l'expression d'une opposition plus générale qui existe entre cette dernière espèce et l'ensemble des *Trochidae* étudiés ici. Les quatre espèces de cette famille ont un cycle extrêmement voisin, marqué par un minimum

hivernal de la croissance, suivi d'une reprise printanière. La durée de la période de forte croissance est variable selon les espèces. Pour *Gibbula*
110-112 *cineraria* (Linné) et pour les populations basques de *Gibbula pennanti*
107-110 (Philippi), après un maximum printanier, la croissance n'atteint plus
99 et 104 de fortes valeurs au cours de l'été; pour *Monodonta lineata*, *Gibbula umbi-*
105-107 *licalis* et les populations bretonnes de *Gibbula pennanti* le maximum est estival.

A l'opposé, le cycle annuel de la croissance, chez *Littorina saxatilis*,
114-116 est marqué par un maximum en novembre et décembre, une légère baisse
116-119 à la période la plus froide de l'année et un minimum à la période la plus
119-120 chaude.

Ainsi, de l'étude des cycles de croissance de ces espèces il semble que les Trochidae, dont les fortes croissances sont printanières ou estivales, puissent être considérées, quelle que soit la répartition géographique de chacune d'elles, comme d'affinités méridionales, tandis que *Littorina saxatilis*, dont la croissance maximale est hivernale, serait d'affinités septentrionales.

La succession, au cours de l'année, des phases de forte et de faible croissance est en relation avec l'évolution de la température; ainsi, pour
96-97 *Monodonta lineata*, le déclenchement du démarrage printanier est plus
100 précoce à Socoa qu'à Roscoff. Par contre, le ralentissement automnal semble indépendant du milieu extérieur; il se produit, dans les deux localités, après une durée équivalente de cette période de forte croissance. Ayant débuté plus précocement au Pays Basque celle-ci s'y achève avec la même précocité, bien que les conditions climatiques soient encore notoirement plus clémentes que celles de la station bretonne où l'accroissement se maintient à un taux élevé.

***

Un problème particulier s'est trouvé posé par *Gibbula pennanti* (Philippi). Il semble que dans le cas de cette espèce ce ne soit pas un élément climatique ou écologique mais un élément biologique qui intervienne sur la vitesse de croissance ou la longévité. En effet, les populations des deux régions prospectées : Bretagne et côte basque ont des réactions totalement différentes. Les *Gibbula pennanti* de Bretagne ont une très
46-48 forte croissance, plus forte, en valeur absolue, que celle de la plupart des autres populations de toutes espèces examinées dans ce travail. Les *Gibbula pennanti* des côtes basques ont par contre un taux de croissance parmi les plus faibles observés. En Bretagne la longévité est réduite, elle
73-75 est beaucoup plus grande sur la côte basque. Il semble que ce soit le biotope particulier habité par cette espèce dans les stations bretonnes étudiées qui doive être tenu pour responsable de ces différences importantes. En effet, dans ces stations bretonnes, les populations de *Gibbula pennanti* sont en étroit rapport avec les Phéophycées; elles vivent sur les frondes ou à l'abri des champs de *Fucus* du bas de la zone cotidale. Or le Pays Basque, pratiquement dépourvu de tels peuplements de Fucales, n'offre pas de telles possibilités aux populations de cette espèce. Ces conditions favorables seraient à l'origine de la forte croissance observée en Bretagne; la faible longévité correspondrait à une usure prématurée résultant de cette grande activité physiologique.

Un autre élément biologique agit sur la vitesse de l'accroissement de la coquille, c'est l'ensemble des phénomènes sexuels. Ils interviennent, d'une part, lors de la maturation sexuelle des animaux et se manifestent alors par un taux de croissance réduit pour les animaux de la classe de taille pour laquelle le développement des gonades se produit, et, d'autre part, lors de la gamétogenèse annuelle, à laquelle correspond une baisse momentanée du taux de croissance pour l'ensemble des adultes. Le premier phénomène a été étudié pour *Littorina saxatilis*, le second a été particulièrement mis en évidence pour les espèces ayant une saison de ponte très limitée et en particulier chez *Monodonta lineata* et *Gibbula umbilicalis* pour qui ce ralentissement intervenant sur une vitesse de croissance printanière, encore relativement faible, est de ce fait, particulièrement perceptible.

56-59

98-99 et 103

BIBLIOGRAPHIE

1° *Croissance de la coquille chez les Gastéropodes Prosobranches.*

Berry (A. T.), 1961. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivi). *J. anim. Ecol.*, **30**, p. 27-45.

Coe (W. R.), 1942. — Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in Gastropods of the Genus *Crepidula*. *J. Morph.*, **71**, p. 35-47.

Crisp (D. J.) et Fischer-Piette (E.), 1959. — Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-55. *Ann. Inst. océanog.*, **36**, p. 275-388.

Drach (P.), 1953. — Divers types de croissance des Gastéropodes Prosobranches. *XIV^e Congrès International de Zoologie*, Copenhague (publié en 1956), p. 442-443.

Fischer-Piette (E.), 1937. — Croissance d'espèces littorales comparée en différents types de stations. *C. R. somm. Soc. Biogéog.*, **14**, n° 115.

Fischer-Piette (E.), 1939. — Sur la croissance et la longévité de *Patella vulgata* L. en fonction du milieu. *J. de Conchyl.*, **83**, p. 303-310.

Fischer-Piette (E.), 1941. — Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux en fonction du milieu. *Ann. Inst. océanog.*, **21**, 1, p. 1-28.

Fischer-Piette (E.), 1943. — Remarques biologiques sur un estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 25, p. 44-48.

Fischer-Piette (E.), 1946. — Nouvelles observations sur les Patelles à croissance rapide du milieu d'estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 27, p. 22-26.

Fischer-Piette (E.), 1948. — Sur les éléments de prospérité des Patelles et sur leur spécificité. *J. de Conchyl.*, **88**, p. 45-96.

Forster (G. R.), 1962. — Observations on the Ormer population of Guernsey. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **42**, p. 493-498.

Frank (P. W.), 1965. — Growth of three species of *Acmaea*. *The Veliger*, **7**, p. 201-202.

Fraser (J. H.), 1931. — On the size of *Urosalpinx cinerea* with some observations on weight-length relationship. *Proc. Malac. Soc. London*, **19**, p. 243-254.

Gaillard (J. M.), 1963. — Valeur annuelle et rythme saisonnier, sous différentes latitudes, de la croissance chez *Monodonta lineata* (da Costa) (Mollusque Prosobranche) Longévité probable de cette espèce. *C. R. Ac. Sci.*, **256**, p. 5419-5421.

Green (C. V.) and Green (S. K.), 1932. — Shell growth in the periwinckle *Littorina littorea*. *Amer. Nat.*, **66**, p. 371-376.

Gunter (G.), 1957. — Temperature, in « Treatise on marine ecology and paleoecology », vol. 1, Ecology, *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**. p. 159-184.

Hamai (I.), 1937. — Some notes on relative growth with special reference to the growth of Limpets. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 4, **12**, p. 71-95.

Hancock (D. A.), 1959. — The biology and control of the american whelk tingle *Urosalpinx cinerea* (Say) on english oyster beds. *Fish. Invest.*, London, **22**, n° 10, 66 p.

Hatton (H.), 1938. — Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. océanog.*, **17**, p. 241-348.

Humphrey (R. R.) and Macy (R. W.), 1930. — Observations on some of the probable factors controlling the size of certain tide-pools snails. *Publ. Puget Sound biol. Stat.*, **7**, p. 205-208.

KISCH (B. S.), 1951. — Mollusca of the Biarritz aquarium filter basin. *Proc. malac. Soc.*, London, **29**, p. 8-13.

LEIGHTON (D.) and BOOLOOTIAN (R. A.), 1963. — Diet and growth in the black abalone *Haliotis cracherodii*. *Ecology*, **44**, p. 227-238.

LISON (L.), 1941. — Forme et relations de croissance dans les coquilles de *Patella*. *Bull. Acad. roy. Belg.*, cl. sci., 5, **26**, 6-12, p. 327-330.

LOOSANOFF (V. L.), 1958. — Challenging problems in shellfish biology, in « Perspectives in marine biology ». Symposium held at Scripps Institution of Oceanography, march-april 1956. Union intern. Sci. biol., Colloques (ser. B), **27**, p. 483-485.

MAC KENZIE (C. L.), 1961. — Growth and reproduction of the Oysterdrill, *Eupleura caudata* in the York River, Virginia. *Ecology*, U. S. A., **42**, p. 317-338.

MOORE (H. B.), 1937. — The biology of *Littorina littorea*. Part. 1, Growth of the shell and tissues, spawning, length of life and mortality. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **21**, p. 721-742.

MOORE (H. B.), 1938 *a*. — The biology of *Purpura lapillus*. Part 2, Growth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **23**, p. 57-66.

MOORE (H. B.), 1938 *b*. — The biology of *Purpura lapillus*. Part 3, Life history and relation to environmental factors. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **23**, p. 67-74.

NORTH (W. J.), 1954. — Size distribution, erosive activities and gross metabolic efficiency of the marine intertidal snails *Littorina planaxis* and *L. scutulata*. *Biol. Bull.*, **106**, p. 185-197.

ORTON (J. H.), 1928 *b*. — Observations on *Patella vulgata*. Part 1, Sex-phenomena, breeding and shell-growth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **15**, p. 851-862.

ORTON (J. H.), 1928 *c*. — Observations on *Patella vulgata*. Part 2, Rate of growth of shell. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **15**, p. 863-874.

PELSENEER (P.), 1932. — L'hérédité progessive d'une variation individuelle. Un moyen de déterminer la durée de la vie des Mollusques. *C. R. Ass. Fr. Avanc. Sci.*, **56**, p. 288-289.

PELSENEER (P.), 1934. — La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques. *Ann. Soc. roy. Zool. (et Malac.) Belg.*, **64**, p. 93-104.

PELSENEER (P.), 1935. — Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Acad. roy. Belg., cl. Sci., Publ. Fond A. de Potter, n° 1, p. 1-662.

RUSSELL (E. S.), 1909. — The growth of the shell of *Patella vulgata*. *Proc. zool. Soc.* London, **1**, p. 235-253.

SEWELL (R. B. S.), 1924. — Observations on growth in certain Mollusks and on changes correlated with growth in the radula of *Pyrazus palustris*. *Rec. ind. Mus.*, **26**, p. 529-551.

SMIDT (E.), 1938. — Note on the reproduction and rate of growth of *Rissoa membranacea* in the Sound. *Vidensk Medd. Dan. naturh.* Foren Kbh., **102**, p. 169-181.

SPOEL (S. van der), 1958. — Groei en ouderdom bij *Viviparus contectus* en *Viviparus viviparus*. *Basteria*, **22**, p. 77-90.

SPOEL (S. van der), 1959. — Age-determination by winter rings. *Basteria*, **23**, p. 36-38.

STOHLER (R.), 1962. — Preliminary report on growth studies in *Olivella biplicata*. *The Veliger*, **4**, p. 150-151.

THORSON (G.), 1957. — Bottom communities (Sublittoral or shallow reef) in « Treatise on marine ecology and paleoecology », vol. 1, Ecology, *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**, p. 461-534.

WALNE (P. R.), 1956. — The biology and distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex Rivers. *Fish. Invest.*, **20**, 50 p.

WILLIAMS (E. E.), 1964 *a*. — The growth and distribution of *Littorina littorea* (L.) on a rocky shore in Wales. *J. anim. Ecol.*, **33**, p. 413-432.

WILLIAMS (E. E.), 1964 *b*. — The growth and distribution of *Gibbula umbilicalis* (da Costa) on a rocky shore in Wales. *J. anim. Ecol.*, **33**, p. 433-442.

WYATT (H. V.), 1961. — The reproduction, growth and distribution of *Calyptraea chinensis* (L.). *J. anim. Ecol.*, **30**, p. 283-302.

2° *Autres travaux sur la croissance (Pulmonés, Lamellibranches, Cirripèdes, etc.).*

Baily (J. L.), 1931. — Some data on growth, longevity and fecundity in *Lymnaea columella* Say. *Biol. generalis*, **7**, p. 407-428.

Barnes (H.), 1956. — The growth-rate of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **35**, p. 355-361.

Barnes (H.), 1958. — The growth-rate of *Verruca stroemia* (O. Müller). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **37**, p. 427-433.

Barnes (H.) and Barnes (M.), 1954. — The general biology of *Balanus balanus* (L.) da Costa. *Oikos*, **5**, p. 63-76.

Barnes (H.) and Powell (H. T.), 1953. — The growth of *Balanus balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brug. under varying conditions of submersion. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **32**, p. 107-127.

Belding (D. L.), 1910. — A report upon the scallop fishery of Massachusetts. The Commonwealth of Massachusetts, Dept. of Fishery and Game, p. 1-150. (Ouvrage non consulté, cité d'après Loosanoff and Nomejko, 1949).

Belding (D. L.), 1912. — A report upon the Quahaug and Oysters Fisheries of Massachusetts. The Commonwealth of Massachusetts, Marine Fisheries series n° 2, p. 1-134. (Ouvrage non consulté, cité d'après Loosanoff and Nomejko, 1949).

Belding (D. L.), 1931. — The soft shelled clam Fishery of Massachusetts. The Commonwealth of Massachusetts, Marine Fisheries series n° 1, p. 1-65. (Ouvrage non consulté, cité d'après Loosanoff and Nomejko, 1949).

Coe (W. R.), 1945. — Nutrition and growth of the Californian bag mussel, *Mytilus edulis diegensis*. *J. exp. Zool.*, **99**, p. 1-14.

Coe (W. R.), 1947. — Nutrition, growth and sexuality of the Pismo clam *(Tivela stultorum)*. *J. exp. Zool.*, **104**, p. 1-24.

Coe (W. R.) and Fox (D. L.), 1942. — Biology of the California sea-mussel *(Mytilus californianus)*. 1. Influence of temperature, food-supply, sex and age on rate of growth. *J. exper. Zool.*, **99**, p. 1-30.

Coe (W. R.) and Fox (D. L.), 1944. — Biology of the California sea-mussel *(Mytilus californianus)*. 3. Environmental conditions and rate of growth. *Biol. Bull.*, **87**, p. 59-72.

Coulthard (H. S.), 1929. — Growth of the sea-mussel. *Cont. Canad. Biol. and Fish.*, **4**, p. 121-136.

Crisp (D. J.), 1960. — Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides*. *J. anim. Ecol.*, **29**, p. 95-116.

Dehnel (P. A.), 1955. — Rates of growth of Gastropods as a function of latitude. *Physiol. Zool.*, **28**, p. 115-144.

Dehnel (P. A.), 1956. — Growth rates in latitudinally and vertically separated populations of *Mytilus californianus*. *Biol Bull.*, **110**, p. 43-53.

Fischer-Piette (E.), 1937. — Croissance d'espèces littorales comparée en différents types de stations. *C. R. somm. Soc. Biogéog.*, **14**, n° 115.

Fischer-Piette (E.), 1941. — Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux en fonction du milieu. *Ann. Inst. océanog.*, **21**, p. 1-28.

Fischer-piette (E.), 1943. — Remarques biologiques sur un estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 25, p. 44-48.

Fischer-Piette (E.), 1946. — Nouvelles observations sur les Patelles à croissance rapide du milieu d'estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 27, p. 22-26.

Fischer-Piette (E.), 1963. — La distribution des principaux organismes intercotidaux nord-ibériques en 1954-55. *Ann. Inst. océanog.*, **40**, p. 165-312.

Forbes (G. S.) and Crampton (H. E.), 1942. — The effects of population density upon growth and size in *Lymnaea palustris*. *Biol. Bull.*, **83**, p. 283-289.

Fox (D. L.) and Coe (W. R.), 1943. — Biology of the California sea-mussel *(Mytilus californianus)*, 2. Nutrition, metabolism, growth and Calcium deposition. *J. exp. Zool.*, **93**, p. 205-249.

Franc (A.), 1960. — Classe des Bivalves *in* Traité de Zoologie, publié sous la direction de P.-P. Grasse, t. 5, fasc. 2, p. 1844-2133, Masson éd., Paris.

GRAHAM (H. W.) and GAY (H.), 1945. — Season of attachment and growth of marine organisms at Oakland, California. *Ecology*, **26**, p. 375-386.

GREEN (J.), 1957. — The growth of *Scrobicularia plana* (da Costa) in the Gwendreth Estuary. *J. mar. biol. Ass.*, **36**, p. 41-47.

GUNTER (G.), 1957. — Temperature, in « Treatise on marine ecology and paleoecology », vol. 1, Ecology, *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**, p. 159-184.

HAMAI (I.), 1935 *a*. — On the growth of the shell of *Meretrix meretrix* with regards to periodicity of growth relatively to the seasonal variation in the environment. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, ser. 4, **9**, 4, p. 339-372.

HAMAI (I.), 1938. — Relative growth of *Meretrix meretrix* and its local variation, as shown by experiments in rearing. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, ser. 4, **13**, p. 205-220.

HATTON (H.), 1938. — Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. océanog.*, **17**, p. 241-348.

HATTON (H.) et FISCHER-PIETTE (E.), 1932. — Observations et expériences sur le peuplement des côtes rocheuses par les Cirripèdes. *Bull. Inst. océanog.*, 592, 15 p.

HEDPETH (J. W.) & alt., 1957. — Treatise on marine ecology and paleoecology, vol. 1, Ecology. *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**, 1296 p.

ISHAM (L. D.), MOORE (H. D.) & SMITH (F. G. W.), 1951. — Growth rate measurements of Shipworms. *Bull. mar. Sci. Gulf and Carribean*, **1**, p. 136-147.

KREGER (D.), 1940. — On the ecology of *Cardium edule*. *Arch. neerl. Zool.*, **4**, p. 157-200.

KRISTENSEN (I.), 1957. — Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Waddensea. *Arch. neerl. Zool.*, **12**, p. 351-453.

KRISTENSEN (I.), 1957. — De Groeisnelheid van het tafelmes heft *(Ensis siliqua)*. *De levend. Nat.*, **60**, p. 93-95.

LOOSANOFF (V. L.), 1958. — Challenging problems in shellfish biology, in « Perspectives in marine biology », Symposium held at Scripps Institution of Oceanography, march-april 1956. Union intern. Sci. biol., Colloques (ser. B.), n° 27, p. 483-485.

LOOSANOFF (V. L.) and NOMEJKO (C. A.), 1949. — Growth of oysters *O. virginica*, during different months. *Biol. Bull.*, **97**, p. 82-94.

LOOSANOFF (V. L.) and NOMEJKO (C. A.), 1955. — Growth of oysters with damaged shell-edges. *Biol. Bull.*, **108**, p. 151-159.

MASON (J.), 1957. — The age and growth of the scallop *Pecten maximus* (L.) in Man'x waters. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **36**, p. 473-492.

MOORE (H. B.), 1934 *c*. — The biology of *Balanus balanoides*. 1. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **19**, p. 851-868.

MOORE (H. B.), 1935. — The biology of *Balanus balanoides*. 4. Relation to environmental factors. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **20**, p. 279-307.

MOORE (H. B.), 1958. — Marine Ecology. Wiley edit., New York, 493 p.

NEWCOMBE (C. L.), 1935. — Growth of *Mya arenaria* L. in the Bay of Fundy region. *Canad. Journ. Res.*, **13**, sect. D, p. 97-137.

NEWCOMBE (C. L.), 1936. — Comparative study of the abondance and the rate of growth of *Mya arenaria* L. in the Gulf of St Lawrence and Bay of Fundy regions. *Ecology*, **7**, p. 418-428.

NEWCOMBE (C. L.) and KESSLER (H.), 1936. — Variations in growth indices of *Mya arenaria* L. on the atlantic coast of North America. *Ecology*, **17**, p. 429-443.

OHBA (S.), 1959. — Ecological studies in the natural population of a clam, *Tapes japonica*, with special reference to seasonal variations in the size and structure of the population and to individual growth. *Biol. J. Okayama Univ.*, **5**, p. 13-42.

ORTON (J. H.), 1923. — Some experiments on the rate of growth in a polar region (Spitzberg) and in England. *Nature*, **3**, p. 144-148.

ORTON (J. H.), 1926. — On the rate of growth of *Cardium edule*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **14**, p. 239-279.

ORTON (J. H.), 1928 *a*. — On rythmic periods of shell growth in *Ostrea edulis* with a note on fattening. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **15**, p. 365-428.

ORTON (J. H.), 1935. — Laws of shell-growth in english native oysters *(O. edulis)*. *Nature*, **135**, p. 340-341.

PELSENEER (P.), 1934. — La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques. *Ann. Soc. roy. Zool (et Malac.) Belg.*, **54**, p. 93-104.

PELSENEER (P.), 1935. — Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Acad. roy. Belg., cl. Sci., Publ. Fond. A. de Pottter, 1, p. 1-662.

PETERSEN (G. H.), 1958. — Notes on the growth and biology of the different *Cardium* species in Danish brackish water areas. *Medd. dan. Fisk. Havund.*, 2, 22, p. 1-31.

QUAYLE (D. B.), 1952. — The rate of growth of *Venerupis pullastra* at Millport, Scotland. *Proc. roy. Soc. Edimburgh*, sect. B., **44**, 4, 20, p. 384-406.

QUAYLE (D. B.), 1959. — The growth rate of *Bankia setacea* Tryon in marine boring and fouling organisms, ed. by D. L. RAY, p. 175-183. Univ. Wash. Press, Seattle.

RAO (K. P.), 1953. — Shell weight as a function of intertidal height in a littoral population of Pelecypods. *Experientia*, **9**, p. 465.

RULLIER (F.), 1946. — Croissance du tube de *Mercierella enigmatica* (Fauvel). *Bull. Lab. marit. Dinard*, 27, p. 11-14.

SMITH (G. F. M.), 1940. — Factors limiting distribution and size in the starfish. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **5**, p. 84-103.

STEPHEN (A. C.), 1928. — Notes on the biology of *Tellina tenuis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **15**, p. 683-702.

STEPHEN (A. C.), 1929. — Notes on the rate of growth of *Tellina tenuis* da Costa in the Firth of Clyde. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **16**, p. 117-129.

STEVENSON (J. A.) and DICKIE (L. M.), 1954. — Annual growth rings and rate of growth of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the Digby area of the Bay of Fundy. *J. Fish. Res. Board Canada*, **11**, p. 660-671.

SWAN (E. F.), 1952 *a*. — Growth indices of the clam *Mya arenaria*. *Ecology*, U. S. A., **33**, p. 365-374.

SWAN (E. F.), 1952 *b*. — The growth of the clam *Mya arenaria* as affected by the substratum. *Ecology*, U. S. A., **33**, p. 530-534.

THORSON (G.), 1936. — The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom Invertebrates compared with those of other seas. *Medd. om Grønland*, **100**, 155 p.

THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of danish marine Invertebrates. *Medd. fr. Komiss. f. Dan. Fisk. Havund*, ser. Plankton, **4**, 1, p. 1-523.

THORSON (G.), 1950. — Reproductive and larval ecology of marine bottom Invertebrates. *Biol. Rev.*, **25**, p. 1-45.

THORSON (G.), 1957. — Bottom communities (sublittoral or shallow reef) in «Treatise on marine ecology and paleoecology » vol. 1, Ecology, *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**, p. 461-534.

WELCH (D. A.), 1938. — Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Mighels in the Waianae Mountains in Oahu. *B. P. Bishop Museum. Bull.*, **152**, p. 1-64.

WELCH (D. A.), 1942. — Distribution and variation of the Hawaïan tree-snail *Achatinella apexfulva* Dixon in the Koolan Range Oahu. *Smith. misc. Coll. Washington*, **103**, 1, p. 1-236.

WEYMOUTH (F. W.), 1923. — The life history and growth of the pismo-clam. *Fish. Bull.*, n° 7, State of California Fish and Game Commission.

WEYMOUTH (F. W.) and MAC MILLIN (H. C.), 1930. — Relative growth and mortality of Pacific Razor Clam (*Siliqua patula* Dixon) and their bearing on the commercial fishery. *Bull. U. S. Fish.*, p. 543-567.

WEYMOUTH (F. W.), MACMILLIN (H. C.) and HOLMES (H. B.), 1925. — Growth and age at maturity of the Pacific razor-clam, *Siliqua patula* (Dixon). *Bull. U. S. Bur. Fish.*, **41**, p. 201-236.

WEYMOUTH (F. W.), MACMILLIN (H. C.) and RICH (W. H.), 1931. — Latitude and relative growth in the razor-clam, *Siliqua patula*. *J. exp. Biol.*, 28, p. 228-249.

WEYMOUTH (F. W.) and THOMPSON (S. H.), 1931. — The age and growth of the Pacific cockle (*Cardium corbis* Martyn). *Bull. U. S. Bur. Fish.*, **46** (1930), p. 633-641.

WILBUR (K. M.) and OWEN (G.), 1964. — Growth in Physiology of Molluscs, ed. by WILBUR (K. M.) and YONGE (C. M.), vol. 1, p. 211-242, Academic Press, New-York-London.

3° *Relations entre les éléments du milieu et la morphologie de la coquille des Mollusques.*

AGERSBORG (H. P. K.), 1929. — Factors in the evolution of the Prosobranchiate Molluscs *Thais lapillus*. *Nautilus*, **43**, p. 45-49.

ANDREWS (E. A.), 1940. — The snail *Neritina virginea* L. in a changing salt pond. *Ecology*, **21**, p. 335-346.

BASCH (P. F.), 1963. — Environmently influenced shell distortion in a fresh water limpet. *Ecology*, U. S. A., **44**, p. 193-194.

BATESON (W.), 1889. — On some variations of *Cardium edule* apparently correlated to the conditions of life. *Phil. Trans. roy. Soc.*, **46**, p. 204-211.

BOETTGER (C.-R.), 1930. — Sur la présence prétendue du *Mytilus galloprovincialis* Lam. dans la Manche, et les modifications biologiques du genre *Mytilus*. *Bull. Lab. Saint-Servan*, 5, p. 1-18.

BURTON (E. St J.), 1933. — Note on the colouration of *Nucella lapillus* (L.). *J. of Conchol.*, **19**, p. 339-340.

COE (W. R.), 1942. — Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in gastropods of the Genus *Crepidula*. *J. Morph.*, **71**, p. 35-47.

COLE (H. A.) and WAUGH (G. D.), 1959. — The problem of stunted growth in Oysters. *J. Cons. perm. intern. Explor. Mer*, **24**, p. 355-365.

COLTON (H. S.), 1916. — On some varieties of *Thais lapillus* in the Mount Desert Region. A study of individual ecology. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, **68**, p. 440-454.

COMFORT (A.), 1946. — *Patella vulgata*, relation of habit to form. *J. of Conchol.*, **22**, p. 216-217.

CRAMPTON (E. C.), 1916, 1925 et 1932. — Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. 1. On the species inhabiting Tahiti. 2. The species of the Mariana Isds. Guam and Saipan. 3. The species inhabiting Moorea. *Carnegie Institution of Washington*, 228, 228 *a* et 410.

DAUTZENBERG (Ph.) et FISCHER (H.), 1912. — Mollusques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice dans les Mers du Nord. *Résult. Camp. scient. Prince A. de Monaco*, fasc. 37.

DAUTZENBERG (Ph.) et FISCHER (P.-H.), 1925. — Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, fasc. 3, 180 p.

DEHNEL (P. A.), 1956. — Growth rates in latitudinally and vertically separated populations of *Mytilus californianus*. *Biol. Bull.* U. S. A., 110, p. 43-53.

FAGE (L.), 1947. — Signification du terme de race couramment employé pour désigner des populations différentes de poissons. *Bull. Soc. zool. France*, **72**, p. 101-104.

FISCHER-PIETTE (E.), 1932. — Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche de Lannion à Fécamp. *Ann. Inst. océanog.*, **12**, p. 105-213.

FISCHER-PIETTE (E.), 1935. — Systématique et biogéographie. Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. *J. de Conchyl.*, **79**, p. 5-66.

FISCHER-PIETTE (E.), 1948. — Sur les éléments de prospérité des Patelles et leur spécificité. *J. de Conchyl.*, **88**, p. 45-96.

FISCHER-PIETTE (E.), 1955. — Répartition le long des côtes septentrionales de l'Espagne des principales espèces peuplant les rochers intercotidaux. *Ann. Inst. océanog.*, **31**, p. 38-124.

FISCHER-PIETTE (E.), 1963. — La distribution des principaux organismes intercotidaux nord-ibériques en 1954-1955. *Ann. Inst. océanog.*, **40**, p. 165-312.

FISCHER-PIETTE (E.) et GAILLARD (J. M.), 1959. — Les Patelles, au long des côtes atlantiques ibériques et nord-marocaines. *J. de Conchyl.*, **99**, p. 135-200.

FISCHER-PIETTE (E.) et GAILLARD (J. M.), 1960. — Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. 2. Modifications des caractères au long des estuaires et des rias. *J. de Conchyl.*, **100**, p. 10-37.

FISCHER-PIETTE (E.) et GAILLARD (J. M.), 1961. — Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. 3. Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques. *Bull. Soc. zool. France*, **86**, p. 163-172.

FISCHER-PIETTE (E.), GAILLARD (J. M.) et JAMES (B.-L.), 1963. — Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. 5. Sur des cas de variabilité extrême. *Cah. Biol. mar.*, 4, p. 1-22.

FISCHER-PIETTE (E.), GAILLARD (J. M.) et JAMES (B.-L.), 1964. — Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. 6. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes. *Cah. Biol. mar.*, 5, p. 125-171.

FISCHER-PIETTE (E.), GAILLARD (J. M.) et JOUIN (C.), 1961. — Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. 4. Comparaison des points battus au long des côtes européennes, A. — Côtes ibériques. *Bull. Soc. zool. France*, **86**, p. 320-328.

FISCHER-PIETTE (E.), GAILLARD (J. M.) et KISCH (B.-S.), 1962. — Les variations, du Nord au Sud, de *Gibbula cineraria* L. et ses rapports avec *Calliostoma strigosum* Gmel. *Mem. Mus. nat. Hist. nat.*, **28**, fasc. 1, 32 p.

GAILLARD (J. M.), 1959. — *Haliotis tuberculata* L., systématique et distribution. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 44, pp. 7-11.

HAMAI (I.), 1935 *a*. — On the growth of the shell of *Meretrix meretrix* with regards to periodicity of growth relatively to the seasonal variation in the environment. *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ.*, **9**, 4, p. 339-372.

HAMAI (I.), 1935 *b*. — A study of one case in which different environmental conditions produce different types of *Meretrix meretrix*. *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ.*, **10**, 3, p. 485-497.

HATTON (H.), 1938. — Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. océanog.*, **17**, p. 241-348.

HOLME (N. A.). 1961. — Shell form in *Venerupis rhomboides*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **41**, p. 705-722.

JAMES (B. L.), 1964. — Studies on larval Trematodes from some littoral Molluscs; Ph. Thesis, University of Wales (non publié), Addendum à la 1re partie.

KISCH (B.-S.), 1956. — Les mollusques du bassin filtrant de l'aquarium de Biarritz. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci.*, **1**, p. 41-49.

KNUDSEN (J.), 1949. — Geographical variation of *Littorina obtusata* (L.) in the North Atlantic. *Vidensk Medd. Dan. Naturh. Foren.* **111**, p. 247-255.

LEIGHTON (D. L.), 1961. — Observations on the effect of diet on shell colouration in the red abalone *Haliotis rufescens* Swainson. *The Veliger*, **4**, p. 29-32.

LEWIS (J. R.) and POWELL (H. T.), 1961. — The occurence of curved and ungulate forms of the mussel *Mytilus edulis* in the British Isles and their relationship to M. *galloprovincialis* Lamarck. *Proc. zool. Soc.*, **137**, p. 583-598.

LOPPENS (K.), 1923. — La variabilité de *Cardium edule*. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **54**, p. 33-67.

MARS (P.), 1951. — Essai d'interprétation des formes généralement groupées sous le nom de *Cardium edule* (LINNÉ). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **11**, 31 p.

MARS (P.), 1956. — Sur quelques espèces du genre *Rissoa* (Moll. Gastropoda). *Boll. Mus. Civ. Stor. nat.*, Venezia, **9**, p. 27-62.

MOORE (H. B.), 1934 *a*. — On ledging in shells at Port Erin. *Proc. malac. Soc.*, **21**, p. 213-217.

MOORE (H. B.), 1934 *b*. — The relation of shell growth to environment in *Patella vulgata*. *Proc. malac. Soc.*, **21**, p. 217-222.

MOORE (H. B.), 1936. — The biology of *Purpura lapillus*. 1. Shell variation in relation to environment. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **21**, p. 61-89.

ORR (V.), 1959. — A bionomic shell study of *Monetaria annulus* (Gastropoda, Cypraeidae) from Zanzibar. *Notulae naturae*, Acad. nat. Sci., Philadelphia, no 313, 12 p.

ORTON (J. H.), 1928 *c*. — Observations on *Patella vulgata*, part 2. Rate of growth of shell. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **15**, p. 863-874.

ORTON (J. H.), 1932. — Studies on the relation between organism and environment. *Proc. Trans. Liv. biol. Soc.*, **46**, p. 1-16.

PELSENEER (P.), 1920. — Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. *Mem. Ac. roy. Belg.*, cl. Sci., ser. 2, **5**, 826 p.

PELSENEER (P.), 1934. — La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques. *Ann. Soc. zool. et Malac. Belg.*, **64**, p. 93-104.

PURCHON (R. D.), 1939. — The effect of the environment upon the shell of *Cardium edule*. *Proc. malac. Soc.*, **23**, p. 256-267.

Rees (W. J.), 1949. — Variation in *Purpura lapillus*. *Proc. linn. Soc.*, **161**, p. 149.

Sacchi (C.-F.), 1961. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un prosobranche intercotidal, *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 2, p. 271-290.

Sacchi (C.-F.), 1963. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un prosobranche intercotidal, *Littorina obtusata* (L.). 3. Données expérimentales et diverses. *Cah. Biol. mar.*, 4, p. 299-313.

Staiger (H.), 1954. — Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier *Purpura lapillus* in Beziehung zur Okologie der Art. *Chromosoma*, **6**, p. 419-478.

Staiger (H.), 1957. — Genetical and morphological variation in *Purpura lapillus* with respect to local and regional differentiation of population groups. Colloque international Biol. mar., Roscoff, 1956. *Année biologique*, **33**, p. 251-258.

Welch (D. A.), 1938. — Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Mighels in the Waianae Mountains in Oahu. *B. P. Bishop Museum, Bull.* n° 152, p. 1-64.

Welch (D. A.), 1942. — Distribution and variation of the Hawaian tree snail *Achatinella apexfulva* Dixon in the Koolan Range, Oahu. *Smith. misc. Coll. Washington*, 103 (1943), p. 1-236.

Wyatt (H. V.), 1961. — The reproduction, growth and distribution of *Calyptraea chinensis* (L.). *J. anim. Ecol.*, **30**, p. 283-302.

4° *Autres publications citées.*

Bakker (K.), 1959. — Feeding habits and zonation in some intertidal snails. *Arch. Neerland. zool.*, **13**, p. 230-257.

Beauchamp (P. de), 1907. — Quelques considérations sur les conditions d'existence des êtres dans la baie de Saint-Jean de-Luz et sur les côtes avoisinantes. *Arch. zool. Exp. Gen.*, ser. 2, **7**, p. 4-16.

Beauchamp (P. de), 1914. — Les grèves de Roscoff; Lhomme éd., Paris. 270 p.

Beauchamp (P. de), 1925. — Les variations de la faune et de la flore dans la zone intercotidale sur la côte basque. *C. R. Soc. Biogéog.*, **2**, p. 103-105.

Beauchamp (P. de), 1948. — La faune de la zone des marées sur la côte basque. *C. R. Soc. Biogéog.*, **25**, p. 10-14.

Bohnecke (G.), 1936. — Atlas zur Temperatur, Salzgehalt und Dichte an der Oberfläch des Atlantischen Ozeans. Wiss. Ergebn. « Meteor », **5**, Atlas.

Crisp (D.-J.) et Fischer-Piette (E.), 1959. — Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-55. *Ann. Inst. océanog.*, **36**, p. 275-388.

Crisp (D. J.) et Southward (A. J.), 1958. — The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **37**, p. 157-208.

Deyglun (C.), 1955. — Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis* (Olivi), Diplôme d'Études Supérieures soutenu le 27 octobre 1955 (non publié).

Drach (P.), 1950. — Intervention à la suite de l'exposé de Thorson. Colloque international du C.N.R.S. sur l'Écologie, Roscoff. *Année biologique*, 1951, **55**.

Fischer-Piette (E.), 1932. — Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche de Lannion à Fécamp. *Ann. Inst. océanog.*, **12**, p. 105-213.

Fischer-Piette (E.), 1935. — Quelques remarques bionomiques sur la côte basque française et espagnole. *Bull. Lab. Saint-Servan*, **14**, p. 1-14.

Fischer-Piette (E.), 1935. — Histoire d'une moulière. Observations sur une phase de déséquilibre faunique. *Bull. Biol. France-Belgique*, **69**, p. 153-177.

Fischer-Piette (E.), 1936. — Études sur la biogéographie intercotidale des deux rives de la Manche. *J. Linn. Soc. London*, **40**, p. 181-272.

Fischer-Piette (E.) et Gaillard (J. M.), 1956. — Sur l'écologie comparée de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) et *Gibbula pennanti* (Phil.). *J. de Conchyl.*, **96**, p. 115-118.

Fischer (N.), 1936. — *Monodonta lineata* (da Costa) in North Wales. *J. of Conchol.*, **20**, p. 224.

Fretter (V.) et Graham (A.), 1962. — British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. Ray Society, London, Publication 144, 755 pages.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

HISTORIQUE 4

ANIMAUX ÉTUDIÉS ET STATIONS PROSPECTÉES 25

CHAPITRE PREMIER

Étude de la croissance annuelle de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA), *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA), *Gibbula pennanti* (PHILIPPI), *Gibbula cineraria* (LINNÉ) et *Littorina saxatilis* (OLIVI) 33

PRÉLIMINAIRES. — TECHNIQUE 34

1° Croissance de *Monodonta lineata* (DA COSTA) 37

A. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) dans trois stations de la côte Nord de Bretagne, diversement exposées à l'agitation de l'eau 37

B. — Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Monodonta lineata* (DA COSTA) de trois populations bretonnes et d'une population basque 41

2° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille dans deux populations de *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) l'une du Nord de la France, l'autre de la côte basque 44

3° Comparaison de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula pennanti* (PHILIPPI) sur les côtes de Bretagne et sur les côtes du Pays Basque. . . . 46

4° Étude de la vitesse de croissance de la coquille de *Gibbula cineraria* (LINNÉ). 48

5° Croissance de *Littorina saxatilis* (OLIVI) 49

A. — Comparaison de stations voisines ne différant que par leur niveau cotidal 50

B. — Comparaison de stations situées dans le même domaine géographique, mais plus ou moins soumises à l'agitation ou aux courants. 52

a) Stations finistériennes 52

b) Stations de la région de Dinard 54

c) Stations du Nord de la France 56

C. — Comparaison de populations vivant sous des climats différents. . 57

a) Stations abritées 57

b) Stations exposées 57

D. — Relations entre maturité sexuelle et vitesse de croissance de la coquille 58

CONCLUSION DU CHAPITRE I 59

Chapitre II

Étude de la longévité de *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi), *Gibbula cineraria* (Linné) et *Littorina saxatilis* (Olivi) 63

Préliminaires. — Technique 64

1° Comparaison de la longévité de *Monodonta lineata* (da Costa) en diverses stations bretonnes plus ou moins soumises à la force des courants ou à l'agitation 66

2° Comparaison de la longévité des animaux des populations bretonnes et des populations basques de *Monodonta lineata* (da Costa) 69

3° Comparaison de la longévité de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) à Wimereux et à Saint-Jean-de-Luz 71

4° Comparaison de la longévité de *Gibbula pennanti* (Philippi) sur les côtes bretonnes et sur les côtes basques 73

5° Longévité de *Gibbula cineraria* (Linné) 76

6° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) occupant des niveaux cotidaux différents d'une même localité . . . 77

7° Comparaison de la longévité dans des populations de *Littorina saxatilis* (Olivi) différemment soumises à l'agitation ou aux courants de marée . . 79
a) Stations du Nord de la France 79
b) Stations du Finistère 81

8° Relation entre la longévité de *Littorina saxatilis* (Olivi) et la latitude des stations 82

9° Longévité de *Littorina saxatilis* (Olivi) à Dinard et à Cancaval 83

Conclusion du chapitre II 84

Chapitre III

Étude de la croissance saisonnière de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi), *Gibbula cineraria* (Linné) et *Littorina saxatilis* (Olivi) 89

Préliminaires 91

1° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Monodonta lineata* (da Costa) sur la côte Nord de Bretagne et sur la côte basque 92

A. — Démarrage printanier de la croissance de la coquille, précocité de ce phénomène sur la côte basque 96

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps, rôle du cycle sexuel dans le ralentissement observé en mai et juin . . 97

C. — Période de forte croissance estivale 99

D. — Passage à la période de repos hivernal, indépendance de la durée de la période d'activité vis-à-vis des conditions climatiques 100

2° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula umbilicalis* (da Costa) sur la côte du Nord de la France et sur la côte basque. 100

A. — Démarrage printanier de la croissance 102

B. — Évolution de la vitesse de croissance au cours du printemps et au début de l'été 103

C. — Période de forte croissance estivale 104

D. — Passage à la période de repos hivernal 104

3° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula pennanti* (Philippi) sur la côte bretonne et sur la côte basque 104
A. — Stations bretonnes 105
B. — Stations basques 107
4° Croissance saisonnière de la coquille de *Gibbula cineraria* (Linné) 110
5° Étude comparée de la croissance saisonnière de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) en diverses stations des côtes françaises 112
A. — Période de forte croissance automnale 114
B. — Ralentissement hivernal de la croissance 116
C. — Brièveté de la reprise de la croissance à la fin de l'hiver 119
D. — Baisse progressive de la vitesse de croissance peu après le début du printemps 119
E. — Étagement des valeurs estivales en fonction du caractère plus ou moins septentrional des stations 119
Conclusion du chapitre III 120

Chapitre IV

Aspect qualitatif de la croissance de la coquille. Influence du milieu sur la morphologie de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) 123
1° Le polymorphisme de *Littorina saxatilis* (Olivi) 124
2° Les divers aspects de la sculpture de la coquille de *Littorina saxatilis* (Olivi) et leurs rapports avec le degré d'agitation de l'eau 126
A. — Définition des types de sculpture 126
B. — Relations entre le type de sculpture et le degré d'agitation de l'eau. 127
3° Étude du passage de la coquille juvénile à la coquille adulte de *Littorina saxatilis* (Olivi) variété *jugosa* 128
A. — Stations 128
B. — Animaux de la zone supérieure 129
C. — Animaux de la zone moyenne 130
D. — Observations 130
4° Élevage et transferts d'adultes 131
A. — Élevages « *in vitro* » 131
B. — Expériences de transferts sur le terrain 132
C. — Observations 135
5° Élevages « *in vitro* » de *Littorina saxatilis* (Olivi) juvéniles 135
Conclusion du chapitre IV 138
Résumé et conclusions générales 139
Bibliographie 145
1° Croissance de la coquille chez les Gastéropodes Prosobranches 145
2° Autres travaux sur la croissance (Pulmonés, Lamellibranches, Cirripèdes) . 147
3° Relations entre les éléments du milieu et la morphologie de la coquille des Mollusques 150
4° Autres publications citées 152
Table des matières 153

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

ASPECTS PRINCIPAUX DE L'ÉCOLOGIE D'HYDROBIA ULVAE

Vu et approuvé :

Paris, le 29 octobre 1965.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu

et Permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

58413. — Imp. Lahure, Paris. - 1965.

PLANCHES

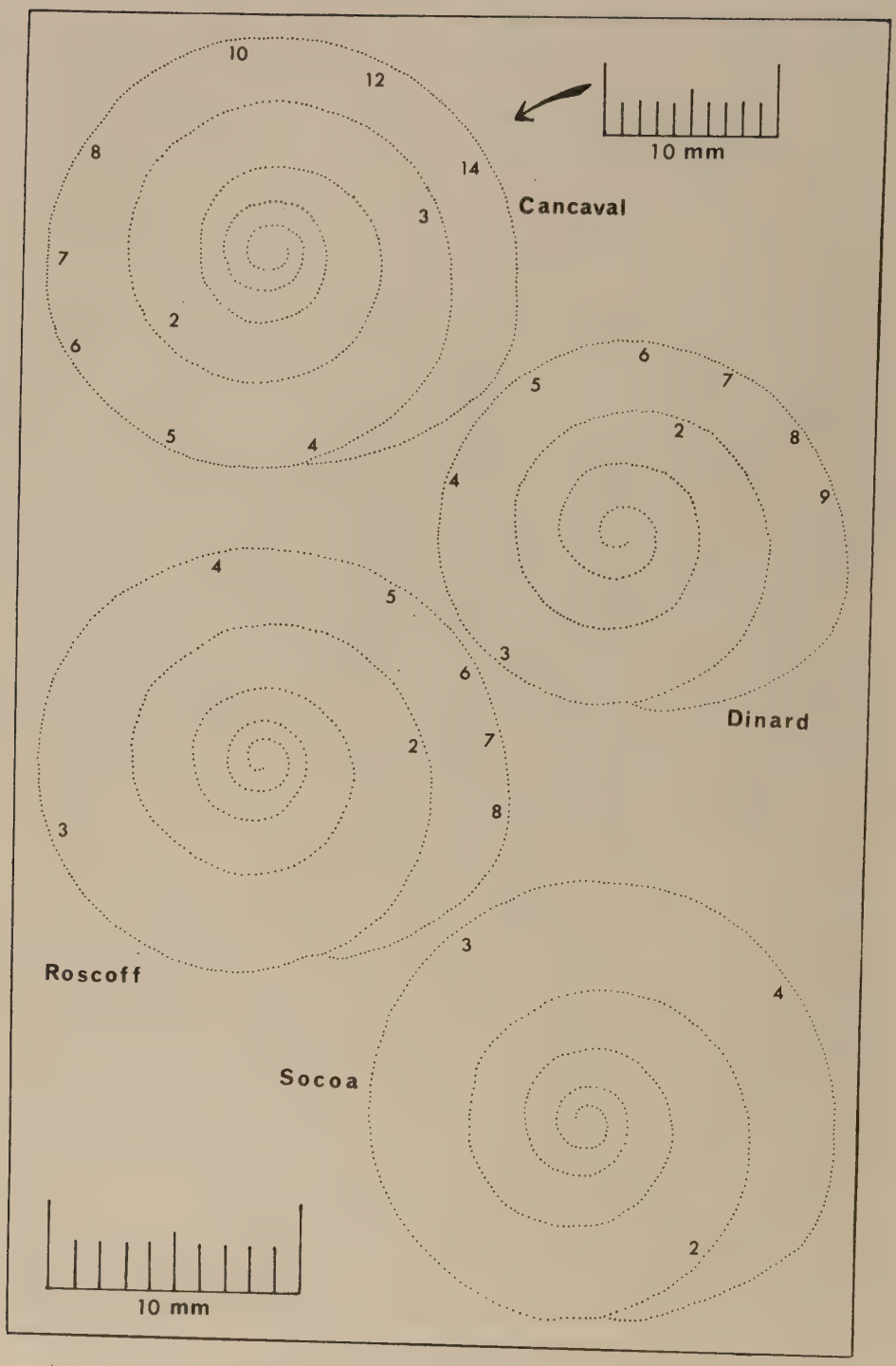
PLANCHE I

Coupes longitudinales

A gauche, en haut : *Monodonta lineata* (DA COSTA).
en bas : *Littorina saxatilis* (OLIVI).

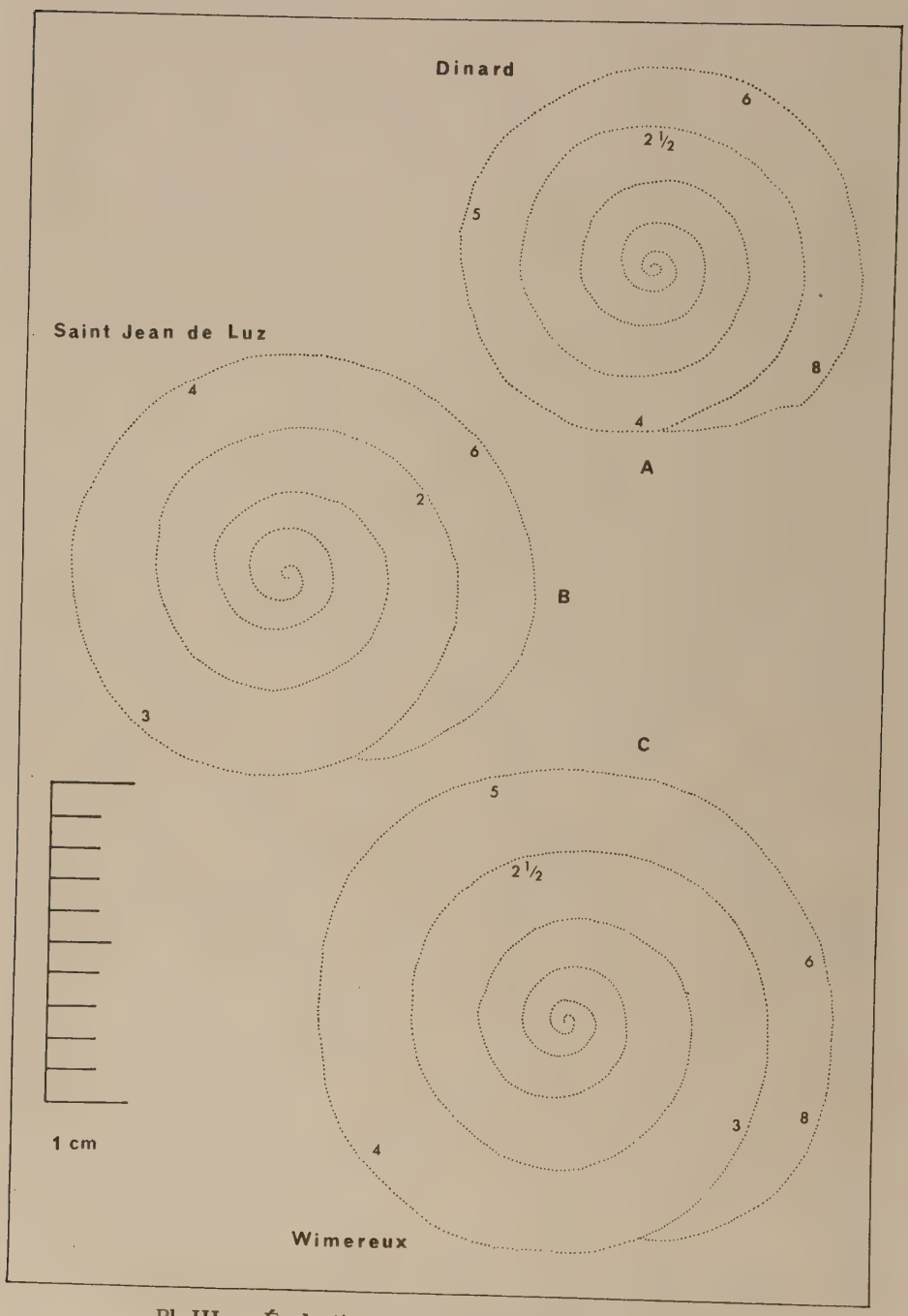
A droite, en haut : *Gibbula cineraria* (LINNÉ).
au centre : *Gibbula pennanti* (PHILIPPI).
en bas : *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA).

Coupes longitudinales



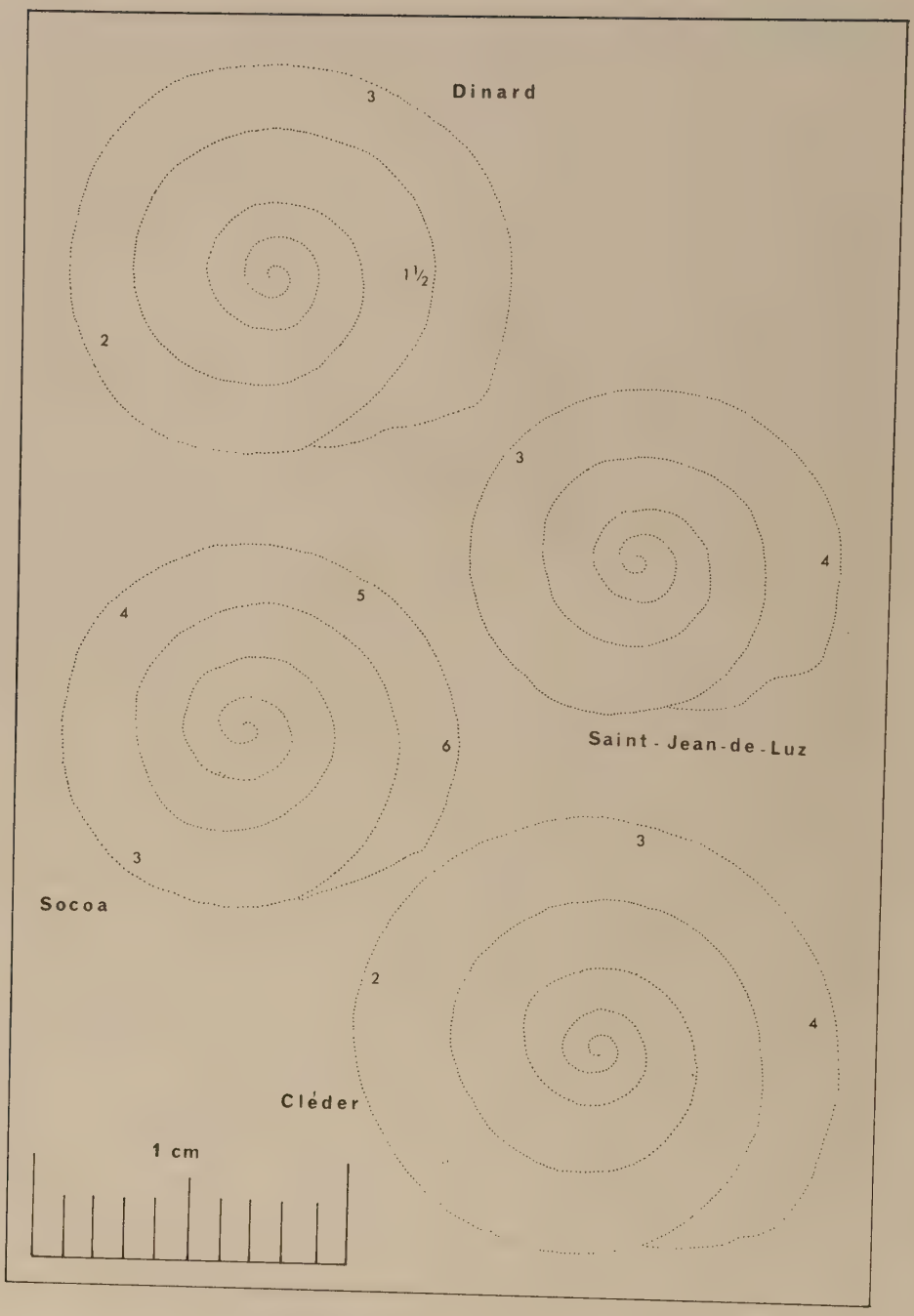
Pl. II. — Évaluation de l'âge chez *Monodonta lineata* (DA COSTA)

Monodonta lineata (da Costa)



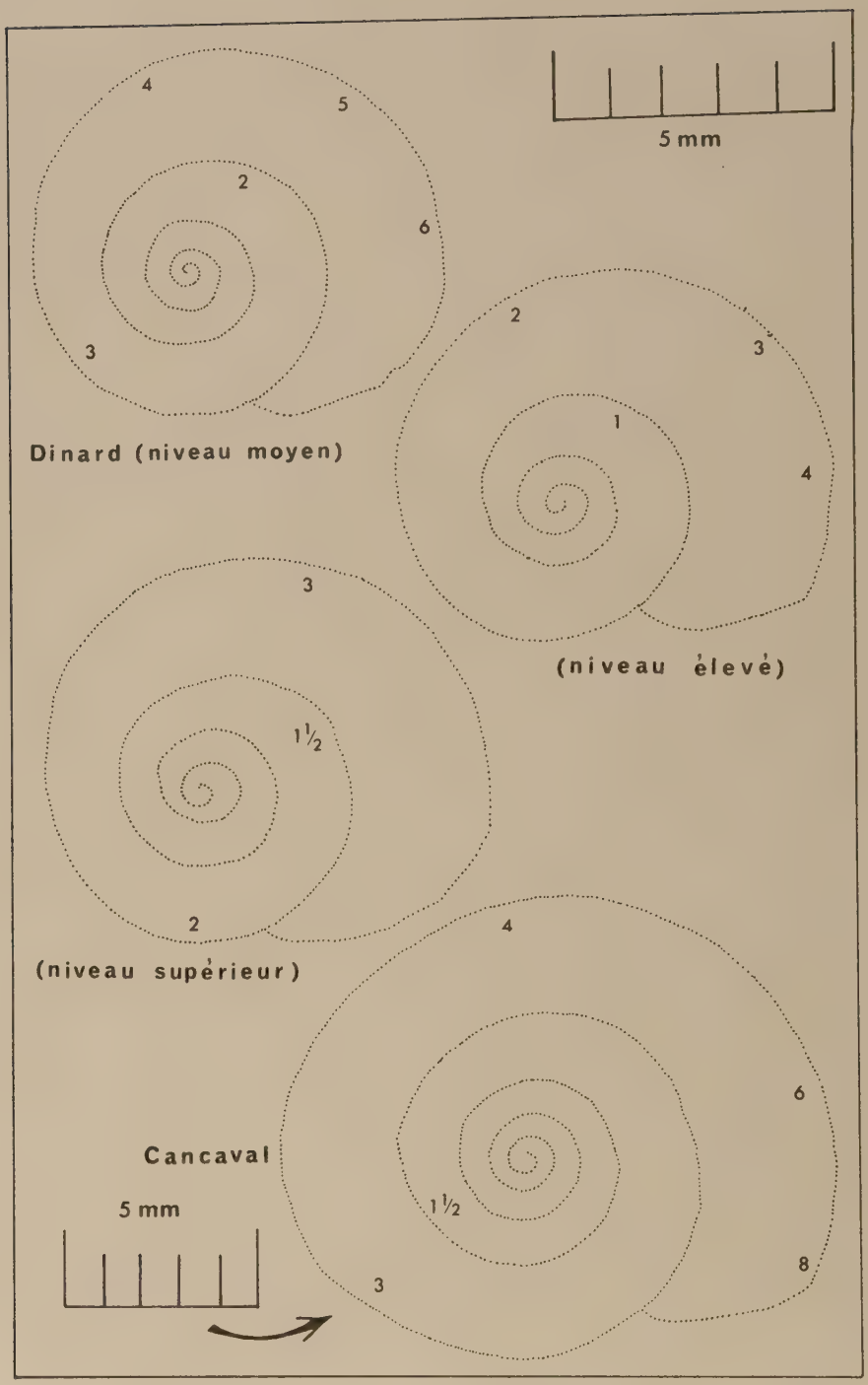
Pl. III. — Évaluation de l'âge chez *Gibbula cineraria* **(A)** et chez *Gibbula umbilicalis* **(B** et **C)**

Gibbula cineraria (Linné) et *Gibbula umbilicalis* (da Costa)



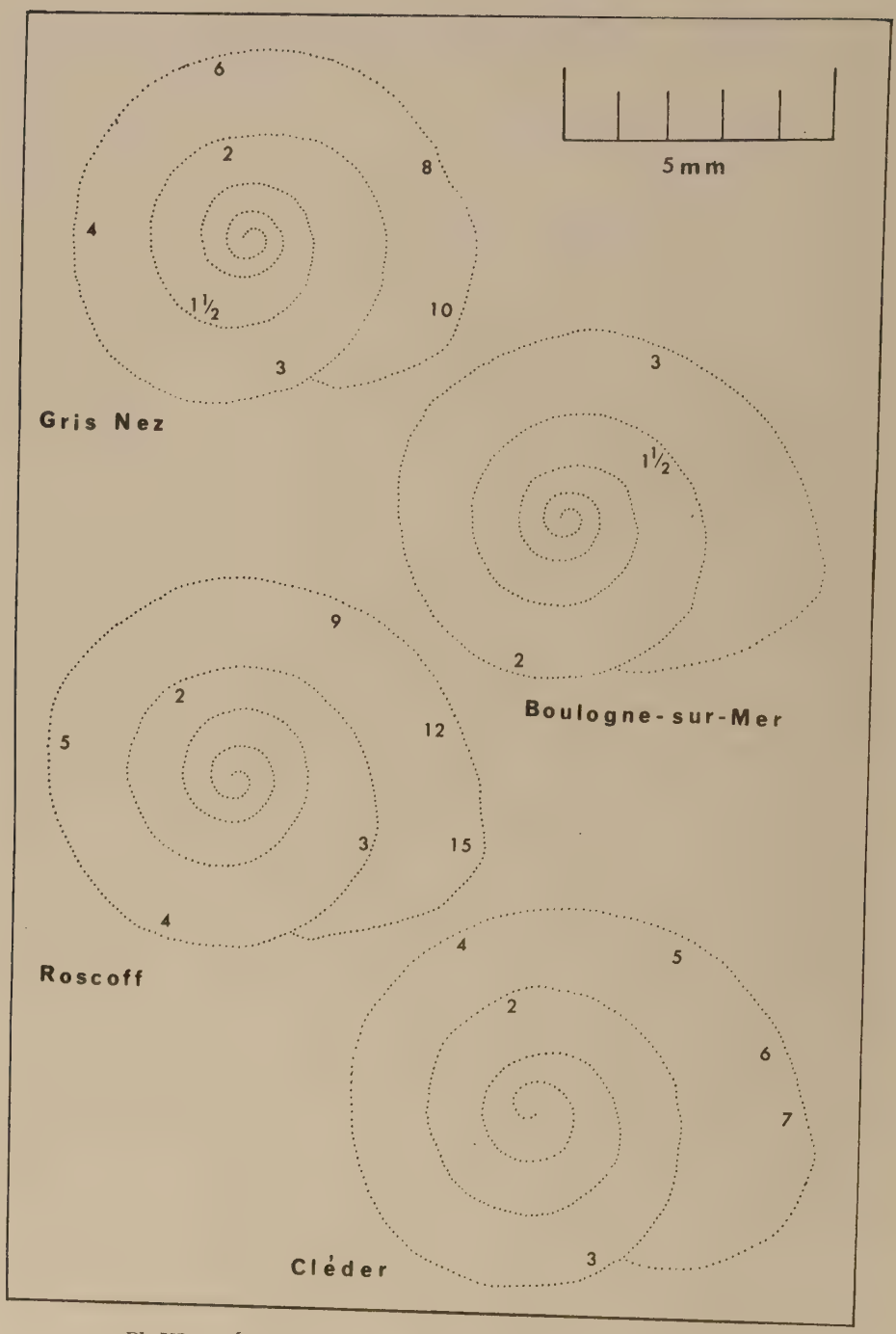
Pl. IV. — Évaluation de l'âge chez *Gibbula pennanti* (PHILIPPI)

Gibbula pennanti (Philippi)



Pl. V. — Évaluation de l'âge chez *Littorina saxatilis* (Olivi)

Littorina saxatilis (Olivi)



Pl. VI. — Évaluation de l'âge chez *Littorina saxatilis* (Olivi)

Littorina saxatilis (Olivi)

Planche VII

Sur fond clair : *Littorina saxatilis* (Olivi), formes juvéniles (clichés Jacques Six).

Fig. 1 et 2. — Dinard, Pointe du Moulinet, niveau moyen, animaux récoltés sur *Chthamalus stellatus* et *Balanus balanoides*.

Fig. 3, 4, 5 et 6. — Dinard, Pointe du Moulinet, niveau supérieur, animaux récoltés sur *Chthamalus stellatus*.

Fig. 7, 8, 9 et 10. — Dinard, Pointe du Moulinet, niveau supérieur. Ces animaux avaient entre un demi-millimètre et un millimètre, à leur récolte le 27 septembre 1963, date à laquelle ils ont été mis en élevage *in vitro* jusqu'au 24 mars 1964.

Fig. 11, 12, 13 et 14. — Dinard, Pointe du Moulinet, niveau supérieur. Ces animaux avaient entre un demi-millimètre et un millimètre, à leur récolte le 27 septembre 1963, date à laquelle ils ont été mis en élevage *in vitro* jusqu'au 17 septembre 1964.

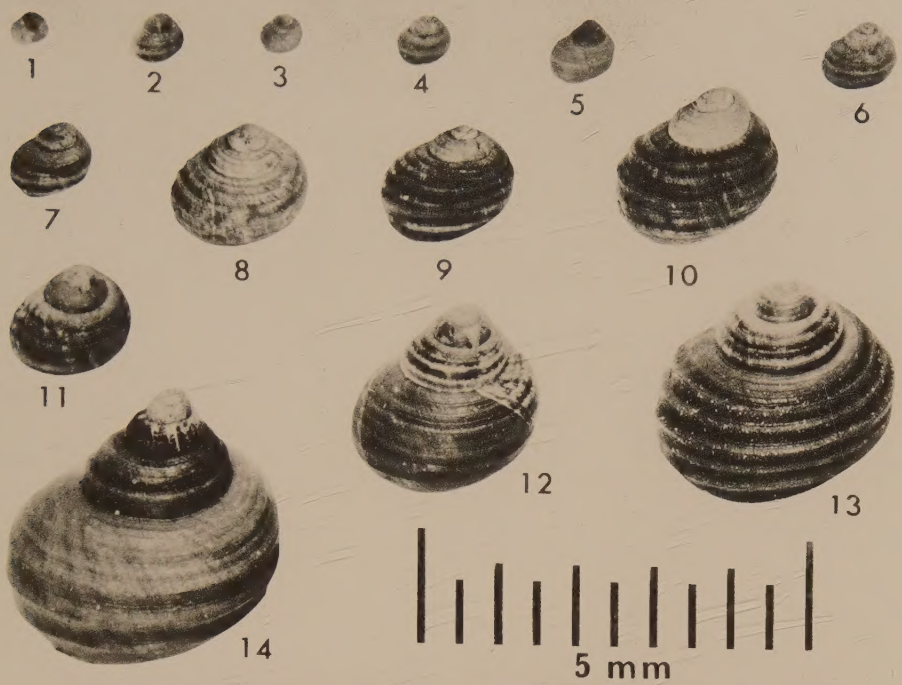
Sur fond noir : *Littorina saxatilis* (Olivi), variétés de sculpture.

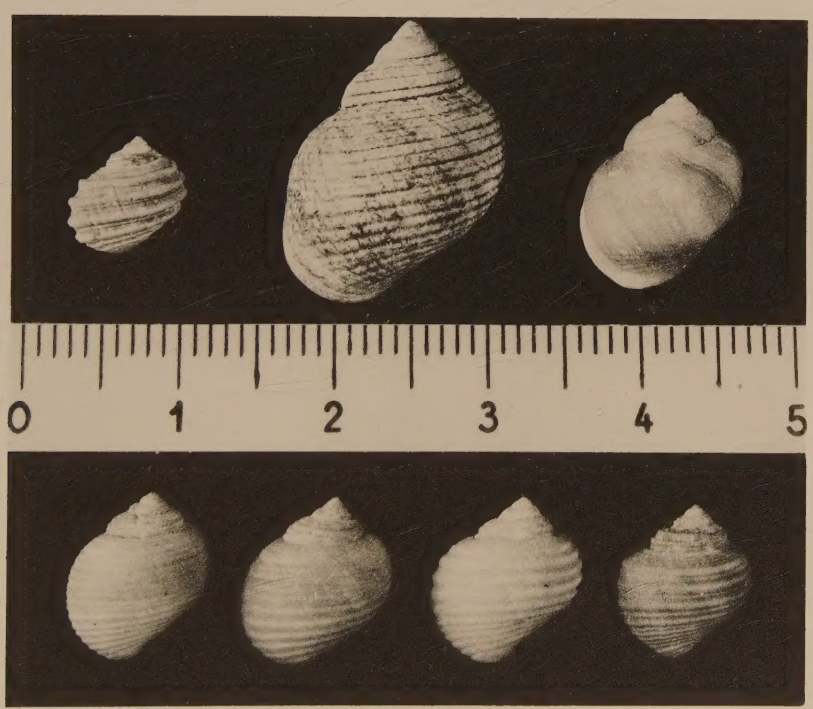
En haut, de gauche à droite :

var. *jugosa*, Cancaval, pointe avancée,
var. *compressa*, Cancaval, dans l'Anse de La Richardais,
var. *rudis*, Moulin Beauchet.

En bas, de gauche à droite :

intermédiaires entre *rudissima* et *jugosa*, Dinard, Baie du Prieuré.





Littorina saxatilis (Olivi)